Revue suisse de Zoologie, 103 (4): 859-891; décembre 1996

Über die Verbreitung der Mauthner Axone bei Fischen und Amphibien und ihren Zusammenhang mit der Schreckreaktion der Ostariophysi und Anura *

Manuela GÖHNER & Wolfgang PFEIFFER
Zoologisches Institut, Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen, Germany.

The distribution of the Mauthner axons in fish and amphibians and its relation to the fright reaction in Ostariophysi and Anura. - Mauthner neurons were found in 165 of the 200 families of fish studied. They are absent in most Elasmobranchii, all Anguilliformes, several marine bottom-dwelling fishes, and many others. Mauthner axons during phylogeny have been lost independently in more than a dozen groups of fish. While Loricariidae possess the Mauthner axons and the Mauthner-initiated startle response, both are absent in Aspredinidae, although these are also bottom-dwelling, night-active catfish. No Mauthner axons could be found in *Gymnotus carapo* and *Carapus acus*. This indicates that Mauthner neurons are absent in species in which the caudal motoric system is reduced or lacking. The Mauthner-initiated startle response has been investigated in *Ancistrus dolichopterus* (Loricariidae). There is no difference between a startle response during the day under light conditions and a startle response during the night in complete darkness. The Mauthner-initiated startle response differs fundamentally from a normal turning movement by its enormous speed: in the Mauthner-initiated startle response, the angular velocity is 5300 degrees/s and the displacement speed 20 body lengths/s; in the normal turning movement 700 degrees/s and 3 body lengths/s. All ostariophysean species having epidermal alarm substance cells possess Mauthner axons as well. This is in accordance with the fact that the fright reaction elicited by the alarm substance in Ostariophysi always begins with a Mauthner-initiated startle response. In amphibians the situation is completely contrary. The tadpoles of Bufonidae are the only amphibians possessing a fright reaction elicited by the alarm substance from conspecifics, and they are the only ones lacking Mauthner axons.

Key-words: fish - amphibians - Mauthner neuron - Mauthner-startle response - alarm substance cells - fright reaction - Ostariophysi - *Ancistrus dolichopterus* (Loricariidae).

*In memoriam Prof. Dr. Ernst Hadorn.
Manuskript angenommen am 13.05.1996.

EINLEITUNG

1859 entdeckte Ludwig Mauthner zwei Riesenaxone im Rückenmark vom Hecht (*Esox lucius* L.). Sie tragen heute seinen Namen und sind Besitz der meisten Fische und Amphibien bzw. deren Kaulquappen. Die beiden Mauthner Zellen befinden sich nahe der Eintrittsstelle des Nervus vestibularis (MAYSER 1881). Sie liegen als paarige große Nervenzellen lateral vom Fasciculus longitudinalis medialis im Boden des 4. Ventrikels. Ihr Soma hat bis zu 100 µm Durchmesser. Jede Mauthner Zelle besitzt neben einer Anzahl kleinerer Dendriten einen großen Ventral- und Lateraldendriten. Der laterale Dendrit zieht fast ohne Verzweigung caudolateral zum VIII. Hirnnerven (Deiters'scher Kern). Der ventrale Dendrit verläuft in cranioventraler Richtung und endet innerhalb des Nucleus motorius tegmenti (OTSUKA 1962). Das myelinisierte Axon übertrifft an Größe alle anderen Rückenmark-Axone der Fische. Kennzeichnend ist eine Neuropile („axoncap"), die den unmyelinisierten Axonanfang und den Axonhügel umgibt (ZOTTOLI 1978b). Ranvier'sche Schnürringe fehlen. In unregelmäßigen Abständen gibt es Schmidt-Lantermann'sche Inzisuren, die schraubenförmig von außen nach innen verlaufen (CELIO 1976). Das Axon tritt dorsal in der Mitte aus dem Soma und zieht medial zur Mittellinie der Medulla. Hier kommt es zur Überkreuzung der korrespondierenden Mauthner Axone (DIAMOND 1971). Sie verlaufen dann caudad im Fasciculus longitudinalis medialis ventral des Zentralkanals (SCHWARTZ 1975). Die Verbindung zur Rumpf- und Schwanzmuskulatur geschieht über Kollateralen, die an die Dendriten der ipsilateralen motorischen Vordersäulenzellen gehen (KIRSCHE 1967). Die am Soma des Dendriten und am Axonhügel ankommenden afferenten Endigungen stammen aus: Fasern des VIII. Gehirnnerven, Nucleus vestibularis, Tractus cerebellotegmentalis, Nucleus principalis trigemini, Nucleus des Nervus lateralis posterior, Mesencephalon und Tectum opticum (BARTELMEZ 1915, RETZLAFF 1957).

DIAMOND (1971) beschreibt die Mauthner Reaktion, ausgelöst durch eine Erregung aus Vestibularapparat oder Seitenlinienorgan über den Nervus statoacusticus, als eine kraftvolle Kontraktion der Rumpf- und Schwanzmuskulatur auf der kontralateralen Seite der aktivierten Zelle. Als eindeutige physiologische Identifizierung der Mauthner Zelle wird ein durch direkte Reizung des Axons hervorgerufenes negatives Potential angesehen. Es läßt sich in unmittelbarer Nähe der erregten Zelle nachweisen. Elektrische Synapsen zwischen dem ipsilateralen Nervus statoacusticus und der Mauthner Zelle, sowie eine Leitungsgeschwindigkeit von 70-100 m/s (die höchste im Rückenmark der Teleostei) garantieren eine kurze Latenzzeit (FABER & KORN 1978). Beide Augen, der Unterkiefer und beide Kiemendeckel werden während der Aktivierung einer Mauthner Zelle bewegt (Schwartz 1975). Bei synchroner Erregung beider Mauthner Zellen kommt es zu keiner Reaktion wegen zweier kollateraler Hemmechanismen, einem chemisch postsynaptischen und einem elektrischen durch Hyperpolarisation (FABER & KORN 1975).

Die biologische Bedeutung der Mauthner Reaktion liegt in der Flucht vor Räubern, z.B. einem herabstoßenden Vogel. Durch die schnelle Körperkrümmung springt der Fisch blitzartig zur Seite und wird vom Angreifer verfehlt. Die durch den

Schreckstoff ausgelöste Schreckreaktion der Ostariophysi (VON FRISCH 1938, 1941a, b, PFEIFFER 1960, 1963, 1967) beginnt stets mit einer Mauthner Reaktion (Pfeiffer *et al.* 1986). Das Vorkommen der Mauthner Axone ist für viele Fische beschrieben, doch fehlt eine Übersicht. Aufgabe war es erstens die Verbreitung der Mauthner Axone zu studieren. Zweitens wird eine Übereinstimmung im Vorkommen von Mauthner Axonen und der Schreckreaktion (bzw. der epidermalen Schreckstoffzellen) bei Ostariophysi geprüft. Drittens wird das durch einen akustischen Reiz ausgelöste Verhalten von Fischarten mit und ohne Mauthner Axone verglichen.

MATERIAL UND METHODEN

Es wurde je eine Liste über das Vorhandensein (Tabelle 1) und über das Fehlen (Tabelle 2) von Mauthner Axonen bei Fischen und Amphibien erstellt. Zur Ergänzung der Literaturdaten wurden 51 weitere, ausgesuchte Fischarten aus 38 Familien lichtmikroskopisch auf das Vorhandensein von Mauthner Axonen geprüft. Die Fische wurden mit MS 222 getötet und 24 h in Bouin fixiert. Die herauspräparierte Wirbelsäule wurde 3-5 Tage in EDTA (Romeis 1968) entkalkt. Eingebettet wurde in Paraffin über Isopropanol. Die 10 µm Schnitte wurden mit HE gefärbt, mikroskopiert und fotografiert (Agfachrom CT 100i; ISO 100/21°).

Bei den Welsarten *Ancistrus dolichopterus* (Kner, 1854) (Loricariidae), *Dysichthys coracoideus* (Cope, 1874) und *Bunocephalichthys verrucosus* (Bloch, 1794) (Aspredinidae) wurde versucht durch akustische Reizung die Mauthner Reaktion auszulösen. Die Registrierung erfolgt durch Videoaufnahmen senkrecht von oben (Abb. 1). Videoanlage:

Recorder	Panasonic NV-FS 200 EG
Videokasetten	BASF Premium High Grade E-240
Tag- (2) und Nachtkamera (1)	Hitachi CCTV Model HV 17AE
Objektiv jeweils	Zoom 16-100 mm (1:1,9)
Restlichtverstärker	Nocton VS/N : 115
Timer	FOR.A.Ltd Model VGT

Für die Auswertung wurden Einzelbilder ausgemessen. Das zeitliche Auflösungsvermögen der Anlage betrug 1/50 s. Der Timer registrierte Datum und Uhrzeit (1/100 s). Von 8-20 Uhr waren zwei 20 W Leuchtstoffröhren eingeschaltet. Für die Nachtaufnahmen dienten eine IR-Lichtquelle (IR 840 E), eine IR-Folie unter dem Aquarium-Glasboden und ein Restlichtverstärker vor dem Objektiv der Nachtkamera. Die durchschnittliche Beleuchtungsstärke war 22,57 $\mu W/cm^2$. Die Wände des 50 x 40 cm Versuchsaquariums waren mit Folie abgeklebt, so daß die Welse keine visuellen Informationen von außen erhalten konnten. Der Wasserstand betrug 15 cm, die Temperatur 23 °C. Bei *Ancistrus dolichopterus* wurde ein Gitter ca. 2 cm von den Aquarienwänden entfernt eingebaut um zu verhindern, daß sich der Wels dort festsaugt, was eine Auswertung der Aufnahmen unmöglich machen würde. Das Wasser wurde über eine Schaumstoffpatrone gefiltert. Gefüttert wurde täglich einmal mit Tabletten Flumon ®. Die Versuche wurden mit jeweils drei verschiedenen

Individuen ein und derselben Spezies durchgeführt. Pro Versuch wurde nur ein Wels im Aquarium gehalten. Die Anpassungszeit betrug 2-3 Tage. Um die Mauthner Reaktion akustisch auszulösen, wurde mit einem Kunststoffhammer an eine Aquarienwand geklopft. Die Versuche wurden sowohl am Tag im Hellen als auch nachts im Dunkeln durchgeführt, wobei sich der Versuchsleiter mit einem Nachtsichtgerät (Biv-Brille, Typ FERO-D 51 ZOB) orientierte. Die Versuchsanlage wurde über Zeitschaltuhren ca. 30 min vor dem jeweiligen Versuch eingeschaltet. Jedes Einzelbild (20 ms Schritte) wurde am Monitor auf eine Folie gezeichnet. Die Folien zeigen übereinandergelegt die Bewegungsphase. Um die Winkelgeschwindigkeit festzustellen, wurde der Winkel von der Mittellinie des Kopfes in 20 ms Schritten gemessen. Die Bewegung der Kopfspitze wurde auf Transparentpapier übertragen; so ließ sich die Translationsgeschwindigkeit errechnen. Sie wird in Körperlängen/s angegeben. Beide Kameras wurden an einem Gestell über dem Aquarium montiert. Der Objektivabstand von der Wasseroberfläche betrug 140 cm. Die Leuchstoffröhren (Tagesbeleuchtung) waren oberhalb des Aquariums installiert, die Lichtquelle für die Nachtaufnahmen unterhalb. Kameras und Timer waren mit dem Recorder und Monitor verbunden (Abb. 1).

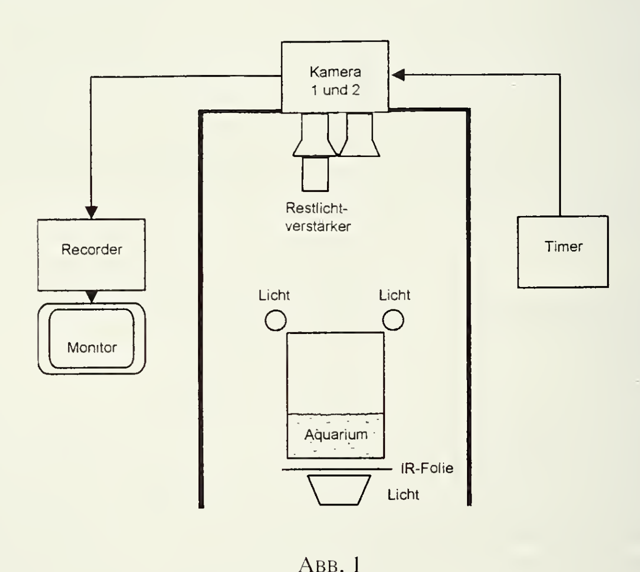


Abb. 1

Versuchsaufbau. Erklärung im Text.

ERGEBNISSE

Von den 51 hier untersuchten Arten (Abb. 2, 3) fehlen Mauthner Axone nur *Carapus acus*, *Gymnotus carapo*, *Dysichthys coracoideus* und *Bunocephalichthys verrucosus*. Innerhalb der Elasmobranchii wurden Mauthner Axone nur bei Embryonen der Squalidae gefunden (Tabelle 1). Innerhalb der Osteichthyes fehlen sie

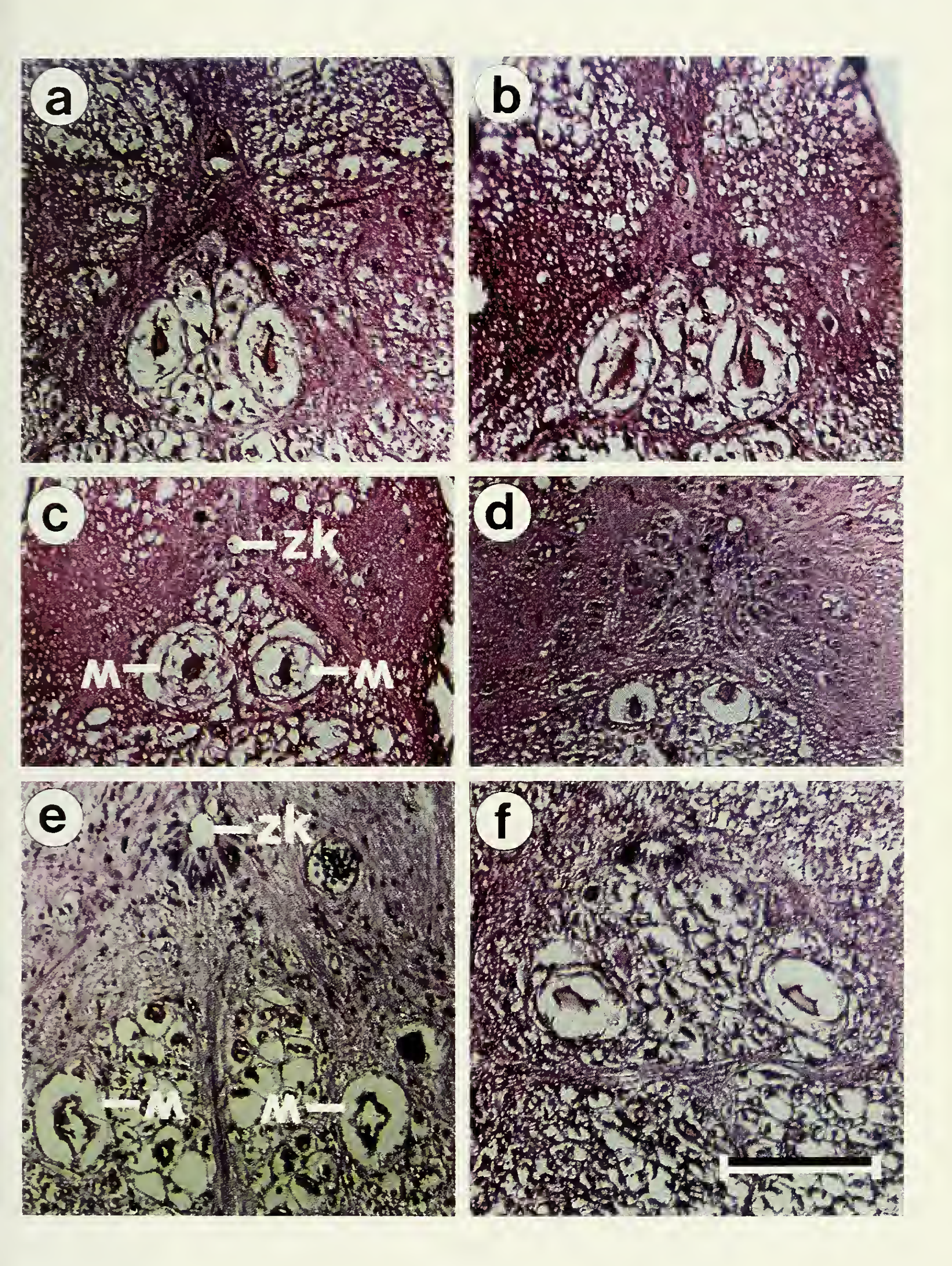


ABB. 2

Rückenmarksquerschnitte mit Mauthner Axonen von Ostariophysi: (a) *Chanos chanos*, (b) *Nematobrycon palmeri*, (c) *Physailia pellucida*, (d) *Ancistrus dolichopterus*, (e) *Arius seemani*, (f) *Apteronotus bonaparti*. M = Mauthner Axon, ZK = Zentralkanal Strichlänge 100 µm.

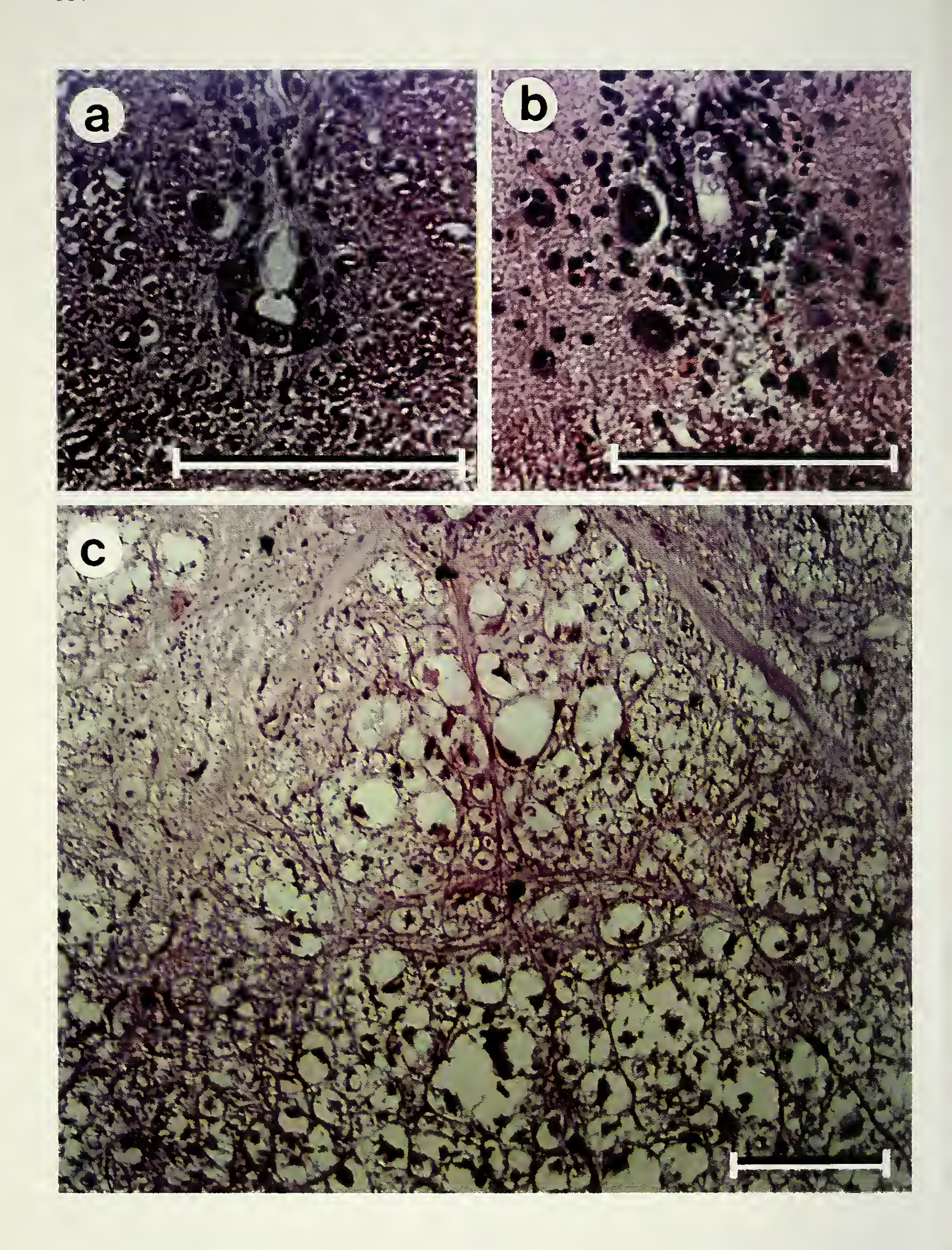


ABB. 3

Rückenmarksquerschnitte ohne Mauthner Axone von Ostariophysi: (a) *Dysichthys coracoideus*, (b) *Bunocephalichthys verrucosus*, (c) *Gymnotus carapo*. Strichlänge 100 µm.

TABELLE 1.

Fische - und Amphibien mit Mauthnerzellen (Spezies ohne Literaturangabe wurden von uns untersucht)

Ordnung			
	Familie	Art	Literatur
Petromyzoniformes			
	Petromyzonidae	Petromyzones	ZOTTOLI (1978b)
		Petromyzon fluviatilis	STEFANELLI (1932, 1933), WHITING (1957)
		Petromyzon marinus	CURRIE & CARLSEN (1987a,b), ROVAINEN (1974), STEFANELLI (1932, 1933)
		Petromyzon planeri	STEFANELLI (1932, 1933, 1951)
Squaliformes			
	Squalidae (nur Embryonen)	dogfish sharks	ZOTTOLI (1978b)
		Scymnorhinus licha	BONE (1977), BONE & MARSHALL (1983)
		Squalus acanthias	BONE (1977), BONE & MARSHALL (1983)
Chimaeriformes			
	Chimaeridae	*Chimaera*	ZOTTOLI (1978b)
		Chimaera (juvenil)	BONE & MARSHALL (1983)
		Hydrolagus	BONE & MARSHALL (1983)
Coelacanthiformes			
	Coelacanthidae	*Latimeria chalumnae*	ZOTTOLI (1978b)
Ceratodiformes			
	Ceratodidae	*Neoceratodus*	ZOTTOLI (1978b)
Lepidosireniformes			
	Lepidosirenidae	*Lepidosiren*	ZOTTOLI (1978b)
	Protopteridae	*Protopterus annectens*	BECCARI (1907), WILSON (1959), ZOTTOLI (1978b)
Acipenseriformes			
	Acipenseridae	*Acipenser ruthenus*	BECCARI (1907), OTSUKA (1964a)
		Acipenser	ZOTTOLI (1978b)
	Polyodontidae	paddlefishes, Löffelstöre	Zottoli (1978b)
Polypteriformes			
	Polypteridae	*Calamoichthys calabaricus*	
		Polypterus	ZOTTOLI (1978b)
		Polypterus annectens	BECCARI (1907)
Lepisosteiformes			
	Lepisosteidae	*Lepisosteus*	ZOTTOLI (1978b)
Amiiformes			
	Amiidae	*Amia calva*	ZOTTOLI (1978b)
Osteoglossiformes			
	Notopteridae	featherbacks, Messerfische	ZOTTOLI (1978b)
	Mormyridae	mormyrids, Nilhechte	ZOTTOLI (1978b)
		Gnathonemus petersii	
Notacanthiformes			
	Halosauridae	*Aldrovandia*	BONE & MARSHALL (1983)
		Halosauropsis	BONE & MARSHALL (1983)
		Halosaurus	BONE & MARSHALL (1983)
	Notacanthidae	*Polyacanthonotus*	BONE & MARSHALL (1983)
Clupeiformes			
	Clupeidae	*Clupea*	BONE & MARSHALL (1983)
		Clupea harengus	OTSUKA (1964a)
		Clupea pallasi	UCHIHASHI *et al.* (1960)
		Etrumeus micropus	UCHIHASHI *et al.* (1960)

	Harengula zunasi	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	herrings, Heringe	ZOTTOLI (1978b)
	Konosirus punctatus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Sardinops melanosticta	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Engraulidae	anchovis, Sardellen	ZOTTOLI (1978b)
	Engraulis japonica	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Gonorynchiformes		
Chanidae	*Chanos chanos*	
Kneriidae	*Kneria maydelli*	
Phractolaemidae	*Phractolaemus ansorgei*	
Cypriniformes		
Cyprinidae	*Acheilognathus lanceolata*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Abramis brama	MAYSER (1881)
	Barbus fluviatilis	MAYSER (1881)
	Brachydanio albolineatus	KIMMEL (1972)
	Brachydanio rerio	ALFEI *et al.* (1991, 1992), BAFFONI & SERRA (1952), EATON *et al.* (1977a,b, 1984), EATON & FARLEY (1973, 1974), EATON & KIMMEL (1980), EATON & NISSANOV (1985), KIMMEL *et al.* (1974, 1980, 1981, 1982), PRUGH *et al.* (1982)
	Carassius auratus	BODIAN (1937), CELIO (1976), DIAMOND (1971), EATON *et al.* (1977a), EDSTRÖM (1964), FABER & KORN (1975), FUKAMI *et al.* (1965), FURSHPAN & FURUKAWA (1962), FURUKAWA *et al.* (1963), KOHNO (1970), OTSUKA (1962, 1964a), ROBERTSON *et al.* (1963), TRILLER & KORN (1982). UCHIHASHI *et al.* (1960), YASARGIL & DIAMOND (1968), ZOTTOLI (1977)
	carps, minnows, Weißfische	ZOTTOLI (1978b)
	Cyprinus carpio	BECCARI (1907), OTSUKA (1962, 1964a), SCHWARTZ (1975), UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Danio malabaricus	BELSARE (1975)
	Gobio fluviatilis	MAYSER (1881)
	Labeo rohita	BELSARE (1975)
	Leuciscus cephalus	MAYSER (1881)
	Luciosoma spilopleura	
	Notemigonus crysoleucas	ZOTTOLI (1978b)
	Phoxinus phoxinus	OTSUKA (1964a)
	Rutilus rutilus	OTSUKA (1964a)
	Tinca tinca	BAUMANN & YASARGIL (1981), CELIO (1976), OTSUKA (1964a), TRILLER & KORN (1980, 1982), YASARGIL *et al.* (1982, 1986), YASARGIL & SANDRI (1987)
	Tribolodon hakonensis	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Catostomidae	*Catostomus commersoni*	ZOTTOLI (1978b)
	suckers, Sauger	ZOTTOLI (1978b)
Cobitidae	*Acanthophthalmus kuhlii*	
	Cobitis fossilis	MAYSER (1881)
	loaches, Schmerlen	ZOTTOLI (1978b)
	Misgurnus anguillicaudatus	OTSUKA (1962, 1964a)
Gyrinocheilidae	*Gyrinocheilus aymonieri*	
Homalopteridae	*Homalopterus*	
	Sinohomaloptera	

Characiformes		
Characidae	*Anoptichthys jordani*	Otsuka (1964a)
	Astyanax bimaculatus	
	Astyanax mexicanus	Otsuka (1964a)
	characins, Salmler	Zottoli (1978b)
	Hydrocynus maculatus	Eaton *et al.* (1977a)
	Hyphessobrycon flammeus	Otsuka (1964a)
	Micralestes interruptus	
	Nematobrycon palmeri	
	Pristella maxillaris	
	Stevardia riisei	Schwartz (1975)
Lebiasinidae	*Nannostomus beckfordi*	
	Poecilobrycon ocellatus	
Gasteropelecidae	*Carnegiella strigata*	Eaton *et al.* (1977a)
	Gasteropelecus sternicla	Auerbach & Benett (1969), Eaton *et al.* (1977a)
	Gasteropelecus	Huse *et al.* (1985)
	hatchetfishes, Beilbauchfische	Zottoli (1978b)
Hemiodontidae	*Hemiodus semitaeniatus*	
Anostomidae	*Anostomus anostomus*	
	Leporinus affinis	
Citharinidae	*Phago maculatus*	
Ctenoluciidae	*Boulengerella lucia*	
Crenuchidae	*Crenuchus spilurus*	
Siluriformes		
Siluridae	eurasian catfishes, Welse	Zottoli (1978b)
	Kryptopterus bicirrhis	
	Parasilurus asotus	Otsuka (1962, 1964a), Uchihashi *et al.* (1960)
Schilbeidae	*Pangasius sutchi*	
	Physailia pellucida	
Ictaluridae	freshwater catfishes, Katzenwelse	Zottoli (1978b)
	Ictalurus melas	Bodian (1937)
	Ictalurus nebulosus	Eaton *et al.* (1977a), Otsuka (1964b), Zottoli (1978a)
Bagridae	*Chrysichthys*	Otsuka (1964a)
	bagrid catfish, Stachelwels	Zottoli (1978b)
	Mystus gulio	
Clariidae	*Clarias batrachus*	Belsare (1975)
	Heteropneustes fossilis	Belsare (1975)
	labyrinthic catfish, Raubwels	Zottoli (1978b)
Malapteruridae	electric catfishes, Zitterwelse	Zottoli (1978b)
Mochokidae	*Synodontis nigriventris*	
Ariidae	*Arius seemani*	
Plotosidae	*Plotosus lineatus*	
Callichthyidae	callichthyid armoured catfishes, Panzerwelse	Zottoli (1978b)
	Corydoras arcuatus	
	Dianema urostriata	
Loricariidae	*Ancistrus dolichopterus*	
Gymnotiformes		
Gymnotidae	*Gymnotus carapo*	Trujillo-Cenoz & Bertolotto (1989)
Apteronotidae	*Apteronotus albifrons*	Eaton *et al.* (1977a)
	Apteronotus bonaparti	

	blackghosts, Messeraale	ZOTTOLI (1978b)
Salmoniformes		
Salmonidae	trouts, salmons, graylings, Forellen, Lachse, Äschen	ZOTTOLI (1978b)
	Oncorhynchus gorbuscha	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus keta	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus kisutch	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus mason	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus mykiss (Syn. *Salmo gaidneri*)	EATON *et al.* (1977a), LEGHISSA (1942), OTSUKA (1962, 1964a), PFISTER *et al.* (1973), PFISTER & DANNER (1973), SCHWARTZ (1971, 1974, 1975), STEFANELLI (1951), UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus nerka	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Oncorhynchus rhodurus	OTSUKA (1964a)
	Oncorhynchus tshawytscha	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Salmo	BONE & MARSHALL (1983)
	Salmo lacustris	STEFANELLI (1951)
	Salmo salar	ZOTTOLI (1978a)
	Salmo salvelinus	MAYSER (1881)
	Salmo trutta	STEFANELLI (1951), ZOTTOLI (1978a)
	Salvelinus fontinalis	UCHIHASHI *et al.* (1960), ZOTTOLI (1978a)
	Salvelinus malma	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Salvelinus pluvius	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Plecoglossidae	ayofish, Ayos	ZOTTOLI (1978b)
	Plecoglossus altivelis	OTSUKA (1962,64a)
Osmeridae	*Hypomesus olidus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Osmerus mordax	ZOTTOLI (1978a)
	smelts, Stinte	ZOTTOLI (1978a)
Retropinnidae	*Retropinna retropinna*	
Galaxiidae	*Galaxias*	BONE & MARSHALL (1983)
	Galaxias attenatus	
	Galaxias brevipinnis	
	Galaxias fasciatus	
	Galaxias maculatus	
	Neochanna apoda	
Aplochitonidae	*Aplochiton zebra*	
Esocidae	*Esox lucius*	BECCARI (1907), MAUTHNER (1859), MAYSER (1881), OTSUKA (1964a)
	pikes, Hechte	ZOTTOLI (1978b)
Argentinidae	argentines, Goldlachse	ZOTTOLI (1978b)
	Argentina semifasciata	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Argentina silus	OTSUKA (1964a)
	Argentina sphyraena	OTSUKA (1964a)
Bathylagidae	*Bathylagus*	BONE & MARSHALL (1983)
	Nansenia	BONE & MARSHALL (1983)
	Opisthoproctus	BONE & MARSHALL (1983)
Alepocephalidae	*Alepocephalus*	BONE & MARSHALL (1983)
	Leptoderma	BONE & MARSHALL (1983)
	Talismania	BONE & MARSHALL (1983)
	Xenodermichthys	BONE & MARSHALL (1983)
Searsiidae	*Searsia*	BONE & MARSHALL (1983)
Astronesthidae	*Astronesthes*	BONE & MARSHALL (1983)
	Radinesthes	BONE & MARSHALL (1983)

Stomiatiformes		
Gonostomatidae	*Bonapartia*	Bone & Marshall (1983)
	Cyclothone braueri	Bone & Marshall (1983)
	Cyclothone microdon	Bone & Marshall (1983)
	Cyclothone obscura	Bone & Marshall (1983)
	Cyclothone pygmaea	Bone & Marshall (1983)
	deepsea bristlemouths, Borstenmünder	Zottoli (1978b)
	Diplophos	Bone & Marshall (1983)
	Gonostoma atlanticum	Bone & Marshall (1983)
	Gonostoma bathyphilum	Bone & Marshall (1983)
	Gonostoma denudatum	Bone & Marshall (1983)
	Gonostoma elongatum	Bone & Marshall (1983)
	Maurolicus	Bone & Marshall (1983)
	Maurolicus japonicus	Uchihashi *et al.* (1960)
	Valencienellus	Bone & Marshall (1983)
	Vinciguerra	Bone & Marshall (1983)
Sternoptychidae	*Argyropelecus*	Bone & Marshall (1983)
	deepsea hatchetfishes, Tiefsee-Beilfische	Zottoli (1978b)
	Sternoptychus	Bone & Marshall (1983)
Chauliodontidae	*Chauliodus*	Bone & Marshall (1983)
	Chauliodus sloani	
Stomiatidae	*Stomias*	Bone & Marshall (1983)
Melanostomiatidae	*Bathophilus*	Bone & Marshall (1983)
	Eustomias	Bone & Marshall (1983)
	Pachystomias	Bone & Marshall (1983)
Malacosteidae	*Malacosteus*	Bone & Marshall (1983)
	Photostomias	Bone & Marshall (1983)
Idiacanthidae	*Idiacanthus*	Bone & Marshall (1983)
Aulopiformes		
Bathypteroidae	*Bathypterois*	Bone & Marshall (1983)
Scopelarchidae	*Benthalbella*	Bone & Marshall (1983)
	Scopelarchus	Bone & Marshall (1983)
Scopelosauridae	*Scopelosaurus*	Bone & Marshall (1983)
Synodidae	lizardfishes, Eidechsenfische	Zottoli (1978b)
	Saurida undosquamis	Uchihashi *et al.* (1960)
Giganturidae	*Gigantura*	Bone & Marshall (1983)
Paralepididae	*Paralepis*	Bone & Marshall (1983)
Omosudidae	*Omosudis*	Bone & Marshall (1983)
Evermanellidae	*Coccorella*	Bone & Marshall (1983)
Myctophiformes		
Myctophidae	*Ceratoscopelus*	Bone & Marshall (1983)
	Diaphus	Bone & Marshall (1983)
	Electrona	Bone & Marshall (1983)
	Lampanyctus	Bone & Marshall (1983)
	Myctophum	Bone & Marshall (1983)
	Notoscopelus	Bone & Marshall (1983)
Amblyopsiformes		
Amblyopsidae	cavefishes, Blindfische	Zottoli (1978b)
Gadiformes		
Merlucciidae	*Merluccius merluccius*	Otsuka (1964a)
	hakes, Seehechte	Zottoli (1978b)
Gadidae	*Brosme brosme*	Otsuka (1964a)
	codfishes, Dorsche	Zottoli (1978b)

	Enchelyopus cimbrius	OTSUKA (1964a)
	Gadus	BONE & MARSHALL (1983)
	Gadus macrocephalus	UCHUHASHI *et al.* (1960)
	Gadus morrhua	OTSUKA (1964a), ZOTTOLI (1978a)
	Melanogrammus aeglefinus	MAYSER (1881), OTSUKA (1964a)
	Merlangius merlangus	OTSUKA (1964a)
	Microgadus tomcod	ZOTTOLI (1978a)
	Micromesistius poutassou	OTSUKA (1964a)
	Molva	BONE & MARSHALL (1983)
	Molva dipterygia	OTSUKA (1964a)
	Molva molva	OTSUKA (1964a)
	Pollachius virens	OTSUKA (1964a)
	Raniceps raninus	OTSUKA (1964a)
	Theragra chalcogramma	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Urophycis blennioides	OTSUKA (1964a)
	Urophycis chuss	ZOTTOLI (1978a)
	Urophycis tenuis	ZOTTOLI (1978a)
Macrouridae	*Chalinura*	BONE & MARSHALL (1983)
	Coelorhynchus coelorhynchus	OTSUKA (1964a)
	Coryphaenoides rupestris	OTSUKA (1964a)
	grenadiers, Grenadierfische	ZOTTOLI (1978b)
	Nezumia	BONE & MARSHALL (1983)
	Spagemacrurus	BONE & MARSHALL (1983)
	Trachyrhynchus	BONE & MARSHALL (1983)
Ophidiidae	*Monomitopus*	BONE & MARSHALL (1983)
Zoarcidae	eelpouts, Aalquappen	ZOTTOLI (1978b)
	Melanostigma	BONE & MARSHALL (1983)
	Zoarces viviparus	OTSUKA (1964a)
Melanonidae	*Melanonus*	BONE & MARSHALL (1983)
Atheriniformes		
Hemirhamphidae	*Hemiramphus sajori*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Exocoetidae	flying fishes, halfbeaks, Fliegende Fische, Halbschnäbler	ZOTTOLI (1978b)
	Prognichthys agoo	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Belonidae	*Belone belone*	OTSUKA (1964a)
	needlefishes, Hornhechte	ZOTTOLI (1978b)
	Xenotodon cancila	EATON *et al.* (1977a)
Scomberesocidae	*Cololabis saira*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	sauriers, Makrelenhechte	ZOTTOLI (1978b)
Atherinidae	silversides, Ährenfische	ZOTTOLI (1978b)
Oryziatidae	*Oryzias latipes*	OTSUKA (1962)
Goodeidae	*Ameca splendens*	
Cyprinodontiformes		
Cyprinodontidae	*Fundulus* (Embryo)	STEFANELLI (1951)
	killifishes, Zahnkärpflinge	ZOTTOLI (1978b)
	Limia dominicensis	OTSUKA (1964a)
	Phallichthys amates	OTSUKA (1964a)
Poeciliidae	*Gambusia patruelis*	OTSUKA (1964a)
	Poecilia reticulata (syn. *Lebistes reticulatus*)	ALFEI *et al.* (1991, 1992), JAKOUBEK *et al.* (1970), LEGHISSA (1978), OTSUKA (1962, 1964a)
	Poecilia sphenops	SCHWARTZ (1975)
	Xiphophorus helleri	OTSUKA (1964a)
	Xiphophorus maculatus	OTSUKA (1964a)

	Xiphophorus montezumae	OTSUKA (1964a)
	Xiphophorus xiphidium	OTSUKA (1964a)
Beryciformes		
Melamphaeidae	*Melamphaes*	BONE & MARSHALL (1983)
Anoplogasteridae	*Anoplogaster*	BONE & MARSHALL (1983)
Zeiformes		
Zeidae	dories, Petersfische	ZOTTOLI (1978b)
	Zeus japonicus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Caproidae	boarfishes, Eberfische	ZOTTOLI (1978b)
Gasterosteiformes		
Gasterosteidae	*Gasterosteus aculeatus*	OTSUKA (1964a)
	sticklebacks, Stichlinge	ZOTTOLI (1978b)
Centriscidae	*Aeoliscus strigatus*	
	shrimpfishes, Schnepfenmesserfische	ZOTTOLI (1978b)
Synbranchiformes		
Synbranchidae	cuchia, Sumpfaale	ZOTTOLI (1978b)
Channiformes		
Channidae	*Channa argus*	OTSUKA (1962, 1964a), UCHIHASHI *et al.*(1960)
	snakeheads, Schlangenkopffische	ZOTTOLI (1978b)
Scorpaeniformes		
Scorpaenidae	scorpionfishes, Drachenfische	ZOTTOLI (1978b)
	Scorpaena scrofa	OTSUKA (1964a)
	Sebastes dallii	EATON *et al.* (1977a)
	Sebastes inermis	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Sebastes marinus	ZOTTOLI (1978a)
	Sebastes norvegicus	OTSUKA (1964a)
	Sebastiscus marmoratus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Sebastolobus macrochir	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Synanceiidae	*Inimicus japonicus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	stonefish, Steinfisch	ZOTTOLI (1978b)
Triglidae	*Chelidonichthys kumu*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Lepidotrigla microptera	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	searobins, Knurrhähne	ZOTTOLI (1978b)
	Trigla	BONE & MARSHALL (1983)
	Trigla gurnardus	OTSUKA (1964a,b)
Platycephalidae	*Cociella crocodila*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	river gurnards, Flachköpfe	ZOTTOLI (1978b)
	Platycephalus indicus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Hexagrammidae	greenlings, Grünlinge	ZOTTOLI (1978b)
	Hexagrammos otakii	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Pleurogrammus azonus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Cottidae	*Hemitripterus americanus*	ZOTTOLI (1978a)
	Leptocottus armatus	ZOTTOLI (1978a)
	Myoxocephalus aenaeus	ZOTTOLI (1978a)
	Myoxocephalus octodecimspinosus	ZOTTOLI (1978a)
	Myoxocephalus scorpius	OTSUKA (1964a)
	Psychrolutes paradoxus	ZOTTOLI (1978a)
	sculpins, Groppen	OTSUKA (1964b), ZOTTOLI (1978b)
Agonidae	poachers, alligatorfishes, Panzergroppen	ZOTTOLI (1978b)
Dactylopteriformes		
Dactylopteridae	*Dactylopterus volitans*	OTSUKA (1964a)

	flying gurnards, Flughähne	ZOTTOLI (1978b)
Perciformes		
Serranidae	*Epinephelus fario*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Paralabrax clathratus	EATON *et al.* (1977a)
	sea basses, Seebarsche	ZOTTOLI (1978b)
	Serranus scriba	OTSUKA (1964a)
Moronidae	*Coreoperca kawamebari*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Doederleinia berycoides	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Lateolabrax japonicus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Priacanthidae	bigeyes, Großaugen	ZOTTOLI (1978b)
	Priacanthus macracanthus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Apogonidae	cardinal fishes, Kardinalfische	ZOTTOLI (1978b)
Centrarchidae	*Ambloplites rupestris*	ZOTTOLI (1978a)
	Lepomis gibbosus	ZOTTOLI (1978a)
	Micropterus salmoides	ZOTTOLI (1978a)
	sunfishes, Sonnenbarsche	ZOTTOLI (1978b)
Percidae	*Lucioperca lucioperca*	SCHWARTZ (1975)
	Lucioperca sandra	MAYSER (1881)
	perches, walleyes, darters, Barsche	ZOTTOLI (1978b)
Sillaginidae	*Sillago sihama*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	smelt whitings, Weißlinge	ZOTTOLI (1978b)
Lutjanidae	snappers, Schnapper	ZOTTOLI (1978b)
Pomadasyidae	grunts, Grunzer	ZOTTOLI (1978b)
Sparidae	*Chrysophrys major*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Diplodus annularis	OTSUKA (1964a)
	Diplodus sargus	OTSUKA (1964a)
	Mylio macrocephalus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	porgies, Meerbrassen	ZOTTOLI (1978b)
Emmelichthyidae	bonnetmouths	ZOTTOLI (1978b)
Mullidae	goatfishes, Seebarben	ZOTTOLI (1978b)
	Mullus barbatus	OTSUKA (1964a)
	Upeneus bensasi	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Sciaenidae	*Argyrosomus argentatus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	drums, Trommler	ZOTTOLI (1978b)
Pomatomidae	bluefishes, Blaufische	ZOTTOLI (1978b)
Echeneidae	remoras, Schiffshalter	ZOTTOLI (1978b)
Carangidae	jacks, scads, pompanos, Stachelmakrelen	ZOTTOLI (1978b)
	Trachurus	BONE & MARSHALL (1983)
	Trachurus japonicus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Trachurus trachurus	OTSUKA (1964a)
Coryphaenidae	*Coryphaena hippurus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	dolphins, Goldmakrelen	ZOTTOLI (1978b)
Kyphosidae	seachubs, Pilotbarsche	ZOTTOLI (1978b)
Chaetodontidae	butterflyfishes, Falterfische	ZOTTOLI (1978b)
	Chaetodon mesoleucus	OTSUKA (1964a)
	Chaetodon trifasciatus	OTSUKA (1964a)
Nandidae	leaffishes, Nanderbarsche	ZOTTOLI (1978b)
	Nandus nandus	BELSARE (1975)
Cepolidae	bandfishes, Bandfische	ZOTTOLI (1978b)
Mugilidae	*Mugil cephalus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	mullets, Meeräschen	ZOTTOLI (1978b)
Sphyraenidae	barracuda, Barrakuda	ZOTTOLI (1978b)
	Sphyraena pinguis	UCHIHASHI *et al.* (1960)

Pomacentridae	*Chromis chromis*	OTSUKA (1964a)
	damselfishes, Riffbarsche	ZOTTOLI (1978b)
Embiotocidae	*Ditrema temmincki*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	surfperches, Brandungsbarsche	ZOTTOLI (1978b)
Labridae	*Coris julis*	OTSUKA (1964a)
	Halichoeres poecilopterus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Hemigymnus fasciatus	OTSUKA (1964a)
	Labrus viridis	OTSUKA (1964a)
	Symphodus cinereus	OTSUKA (1964a)
	Symphodus mediterraneus	OTSUKA (1964a)
	Symphodus rostratus	OTSUKA (1964a)
	Symphodus tinca	OTSUKA (1964a)
	Thalassoma	OTSUKA (1964a)
	wrasses, Lippfische	ZOTTOLI (1978b)
Scaridae	parrotfishes, Papageifische	ZOTTOLI (1978b)
Cichlidae	cichlids, Buntbarsche	ZOTTOLI (1978b)
	Hemichromis	OTSUKA (1964a)
Trachinidae	*Trachinus draco*	OTSUKA (1964a)
	weevers, Petermännchen	ZOTTOLI (1978b)
Trichodontidae	sandfishes, Sandfische	ZOTTOLI (1978b)
Uranoscopidae	*Gnathagnus elongatus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Blenniidae	*Blennius*	DE ANGELIS (1950)
	combtooth blennies, Schleimfische	ZOTTOLI (1978b)
Clinidae	clinids, beschuppte Schleimfische	ZOTTOLI (1978b)
	Clinus	DE ANGELIS (1950), STEFANELLI (1951)
Stichaeidae	*Anoplarchus purpurescens*	ZOTTOLI (1978a)
	picklebacks, Stachelrücken	ZOTTOLI (1978b)
	Stichaeus grigorjewi	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Xiphister mucosus	ZOTTOLI (1978a)
Pholididae	gunnels, Butterfische	ZOTTOLI (1978b)
Ammodytidae	*Ammodytes personatus*	UCHIHASHI *et al.* (1969)
	sandlances, Sandspierlinge	ZOTTOLI (1978b)
Callionymidae	*Callionymus lunatus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	dragonets, Leierfische	ZOTTOLI (1978b)
Gobiidae	*Acanthogobius flavimanus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Cryptocentrus filifer	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	gobies, Grundeln	ZOTTOLI (1978b)
	Gobius	DE ANGELIS (1950), STEFANELLI (1951)
Periophthalmidae	*Periophthalmus*	
Eleotridae	*Mogurnda obscura*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Gobioididae	eellike gobies, Aalgrundeln	ZOTTOLI (1978b)
Gempylidae	*Neolotus*	BONE & MARSHALL (1983)
Trichiuridae	*Diplospinus*	BONE & MARSHALL (1983)
	snakefishes, Haarschwänze	ZOTTOLI (1978b)
	Trichiurus lepturus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Scombridae	*Euthynnus affinis*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Katsuwonus pelamis	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	mackerels, tunas, Makrelen, Thunfische	ZOTTOLI (1978b)
	Scomber	BONE & MARSHALL (1983)
	Scomber japonicus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Scomber scombrus	OTSUKA (1964a)

	Scomberomorus niphonius	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Thunnus thynnus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Stromateidae	butterfishes, Medusenfische	ZOTTOLI (1978b)
Anabantidae	climbing perces, Kletterfische	ZOTTOLI (1978b)
Belontiidae	*Betta splendens*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	siamese fighting fish, Kampffisch	ZOTTOLI (1978b)
Mastacembelidae	mastacembelid eels, Stachelaale	ZOTTOLI (1978b)
	Mastacembelus loennbergi	EATON *et al.* (1977a)
Oplegnathidae	knifejaws, Messerkiefer	ZOTTOLI (1978b)
Pleuronectiformes		
Scophthalmidae	*Lepidorhombus whiffiagonis*	OTSUKA (1964a,b)
	Psetta maxima	OTSUKA (1964a,b)
Bothidae	lefteye flounders, Linksaugenflundern	*Zottoli* (1978b)
	Paralichthys californicus	EATON *et al.* (1977a)
	Paralichthys dentatus	ZOTTOLI (1978a)
	Paralichthys olivaceus	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Tanakius kitaharai	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Pleuronectidae	*Citharichthys sordidus*	ZOTTOLI (1978a)
	Glyptocephalus cynoglossus	ZOTTOLI (1978a)
	Glyptocephalus stelleri	UCHIHASHI *et a*l. (1960)
	Hippoglossoides dubius	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Hippoglossoides elassodon	ZOTTOLI (1978a)
	Hippoglossoides platessoides	OTSUKA (1964a), ZOTTOLI (1978a)
	Hippoglossus stenolepis	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Limanda ferruginea	ZOTTOLI (1978a)
	Limanda herzensteini	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	Platichthys flesus	OTSUKA (1964a)
	Platichthys stellatus	ZOTTOLI (1978a)
	Pleuronectes platessa	OTSUKA (1964a), ZOTTOLI (1978a)
	Pseudopleuronectes americanus	ZOTTOLI (1978a, 1981)
	righteye flounder, Scholle	ZOTTOLI (1978b)
	Scophthalmus aquosus	ZOTTOLI (1978a)
Soleidae	*Solea*	DE ANGELIS (1950), STEFANELLI (1951)
	soles, Seezungen	ZOTTOLI (1978b)
Tetraodontiformes		
Triacanthodidae	*Navodon modestus*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Balistidae	*Stephanolepis cirrhifer*	UCHIHASHI *et al.* (1960)
	triggerfishes, Drückerfische	ZOTTOLI (1978b)
Tetraodontidae	*Colomesus psittacus*	
	Tetraodon fluviatilis	
	Tetraodon steindachneri	
Amphibia		
Urodela		
Cryptrobranchidae	*Cryptobranchus japonicum*	KINGSBURY (1895), STEFANELLI (1951), TUERKHEIM (1903)
	giant salamanders, Riesensalamander	ZOTTOLI (1978b)
Ambystomatidae	*Ambystoma*	DETWILER (1927), HERRICK (1914), HOLTFRETER (1931)
	Ambystoma maculatum	PIATT (1969)

	Ambystoma mexicanum	LEGISSHA (1941)
	Ambystoma punctatum	HIBBARD (1965), SZEPSENWOL (1936)
	mole salamanders, Querzahnmolche	ZOTTOLI (1978b)
Salamandridae	newts, Molche	ZOTTOLI (1978b)
	Pleurodeles waltl	HIBBARD (1965)
	Triturus cristatus	BURCKHARDT (1889), STEFANELLI (1951)
Proteidae	mudpuppies, olm, Furchenmolche, Grottenolm	ZOTTOLI (1978b)
	Proteus	STEFANELLI (1951)
Plethodontidae	lungless salamanders, Lungenlose Molche und Salamander	ZOTTOLI (1978b)
	Hydromantes genei	SZEPSENWOL (1935)
Sirenidae	sirens, Armmolche	ZOTTOLI (1978b)
Gymnophiona		
Ichthyophiidae (nur Larven)	caecilians, Blindwühlen	ZOTTOLI (1978b)
Anura (nur Kaulquappen)		
Discoglossidae	*Bombina variegata*	LARSELL (1934)
	firebellies, midwives, Unken, Geburtshelferkröten	ZOTTOLI (1978b)
	Discoglossus pictus	STEFANELLI (1949, 1951)
Pipidae	tongueless frogs, Zungenlose Frösche	ZOTTOLI (1978b)
	Xenopus laevis	BILLINGS (1972), BILLINGS & SWARTZ (1969), STEFANELLI (1949)
Hylidae	*Hyla arborea*	STEFANELLI (1951), STEFANELLI & OSTI (1942)
	treefrogs, Laubfrösche	ZOTTOLI (1978b)
Ranidae	true frogs, Echte Frösche	ZOTTOLI (1978b)
	Rana dalmatina	STEFANELLI (1951), STEFANELLI & OSTI (1942)
	Rana esculenta	STEFANELLI (1951), STEFANELLI & OSTI (1942)
	Rana pipiens	LARSELL (1934), STEFANELLI (1951)
	Rana temporaria	STEFANELLI (1951), STEFANELLI & OSTI (1942)

TABELLE 2

Fische und Amphibien ohne Mauthnerzellen (Spezies ohne Literaturangabe wurden von uns untersucht)

Ordnung Familie	Art	Literatur
Myxiniformes		
Myxinidae	hagfishes, Inger	ZOTTOLI (1978b)
Rajiformes		
Rajidae	skates, Rochen	ZOTTOLI (1978b)
Torpedinidae	electric rays, Zitterrochen	ZOTTOLI (1978b)
	Torpedo	OTSUKA (1964a)
Lamniformes		
Lamnidae	requiem sharks, Menschenhaie	ZOTTOLI (1978b)
Scyliorhinidae	catsharks, Katzenhaie	ZOTTOLI (1978b)
	Scyliorhinus canicula	BONE (1977), OTSUKA (1964a)

Anguilliformes		
Anguillidae	*Anguilla anguilla*	OTSUKA (1964a)
	Anguilla japonica	OTSUKA (1964a)
	freshwater eels, Süßwasseraale	ZOTTOLI (1978b)
Xenocongridae	false morays, Falsche Muränenaale	ZOTTOLI (1978b)
Muraenidae	morays, Muränen	ZOTTOLI (1978b)
	Muraena	STEFANELLI (1951)
Nemichthyidae	*Avocettina*	BONE & MARSHALL (1983)
	Nemichthys	BONE & MARSHALL (1983)
Cyemidae	*Cyema*	BONE & MARSHALL (1983)
Congridae	conger eel, Meeraal	ZOTTOLI (1978b)
	Conger conger	OTSUKA (1964a), STEFANELLI (1951)
	Congromuraena	STEFANELLI (1951)
Serrivomeridae	*Serrivomer*	BONE & MARSHALL (1983)
Ophichthyidae	*Ophichthus*	OTSUKA (1964a)
	snake eels, Schlangenaale	ZOTTOLI (1978b)
Synaphobranchidae	*Synaphobranchus*	BONE & MARSHALL (1983)
Eurypharyngidae	*Eurypharynx*	BONE & MARSHALL (1983)
Derichthyidae	*Nessorhamphus*	BONE & MARSHALL (1983)
Siluriformes		
Aspredinidae	*Dysichthys coracoideus*	
	Bunocephalichthys verrucosus	
Gymnotiformes		
Gymnotidae	gymnotid eel, Messeraal	ZOTOLLI (1978b)
	Gymnotus	STEFANELLI (1951)
	Gymnotus carapo	
Stomiatiformes		
Stomiatidae	deepsea scaly dragonfishes, Schuppendrachenfische	ZOTTOLI (1978b)
Batrachoidiformes		
Batrachoididae	*Opsanus tau*	ZOTTOLI (1978a)
	Porichthys notatus	ZOTTOLI (1978a)
	Porichthys porosissimus	ZOTTOLI (1978a)
	toadfishes, Krötenfische	ZOTTOLI (1978b)
Gobiesociformes		
Gobiesocidae	clingfishes, Schildfische	ZOTTOLI (1978b)
	Lepadogaster	OTSUKA (1964)
Lophiiformes		
Lophiidae	goosefishes, Anglerfische	ZOTTOLI (1978b)
	Lophius americanus	OTSUKA (1964a), ZOTTOLI (1978a)
	Lophius piscatorius	OTSUKA (1964a)
Antennariidae	frogfishes, Fühlerfische	ZOTTOLI (1978b)
	Pterophryne histrio	UCHIHASHI *et al.* (1960)
Ogcocephalidae	batfishes, Seefledermäuse	ZOTTOLI (1978b)
	Ogcocephalus nasutus	ZOTTOLI (1978a)
Melanocetidae	*Melanocetus*	BONE & MARSHALL (1983)
Oneirodiidae	*Oneirodes*	BONE & MARSHALL (1983)
Ceratiidae	*Cryptopsaras*	BONE & MARSHALL (1983)
Gadiformes		
Ophidiidae	cusk-eel, brotulas, Bartmännchen	ZOTTOLI (1978b)
Carapidae	*Carapus acus*	
Beryciformes		
Cetomimidae	*Cetostomus*	BONE & MARSHALL (1983)

Syngnathiformes		
Syngnathidae	*Hippocampus guttulatus*	Benedetti *et al.* (1991)
	Hippocampus hippocampus	Otsuka (1964a)
	pinefishes, seahorses, Seenadeln, Seepferdchen	Zottoli (1978b)
	Syngnathus acus	Otsuka (1964a)
Scorpaeniformes		
Cyclopteridae	*Cyclopterus lumpus*	Otsuka (1964a), Zottoli (1978a)
	Eumicrotremus orbis	Zottoli (1978a)
	lumpfishes, snailfishes, Seehasen	Zottoli (1978b)
	Paraliparis	Bone & Marshall (1983)
Perciformes		
Uranoscopidae	stargazers, Sterngucker	Zottoli (1978b)
	Uranoscopus scaber	Otsuka (1964a)
Tetraodontiformes		
Tetraodontidae	*Fugu rubripes*	Otsuka (1962, 1964a)
	puffer, Kugelfisch	Zottoli (1978b)
Molidae	mola, Mondfisch	Zottoli (1978b)
	Mola mola	Otsuka (1962, 1964a)
	Ranzania laevis	Otsuka (1962, 1964a)
Amphibia		
Anura		
Bufonidae	*Bufo viridis*	Stefanelli (1949, 1951), Zacchei (1949)
	Bufo vulgaris	Stefanelli (1949, 1951), Zacchei (1949)
	toads, Kröten	Zottoli (1978b)

allen untersuchten Anguilliformes (11 Familien), Batrachoididae, Gobiesocidae, Lophiiformes (6 Familien) und Syngnathidae (Tabelle 2). Innerhalb mehrerer Ordnungen (Siluriformes, Gadiformes, Beryciformes, Scorpaeniformes und Perciformes) gibt es jeweils Familien mit und Familien ohne Mauthner Axone. Für die Gymnotidae und Tetraodontidae stehen Literaturangaben in Widerspruch zu eigenen Befunden. Für die Stomiatidae, Ophidiidae und Uranoscopidae gibt es gegensätzliche Literaturangaben. Insgesamt sind bisher ca. 450 Fischarten (nur 2 %), ca. 200 Familien (ca. 40 %) und ca. 50 Ordnungen (ca. 90 %) geprüft. Die meisten besitzen Mauthner Axone (Tabelle 1). Nur bei ca. 60 Spezies aus 35 Familien und 18 Ordnungen fehlen sie (Tabelle 2). Die Mauthner Axone wurden innerhalb der Fische also mindestens ein dutzendmal unabhängig voneinander rückgebildet, wie ihre Verbreitung bei Agnatha, Gnathostomata, Chondrichthyes und Osteichthyes zeigt.

Von den 12 untersuchten Familien (32 untersuchte Arten) der Amphibien führen nur die Kaulquappen der Bufonidae als einzige keine Mauthner Axone. Alle anderen besitzen Mauthner Axone, teils nur als Kaulquappen, teils auch als Adulte (Tabelle 1). Das Vorkommen einer Schreckreaktion auf Schreckstoff ist innerhalb der Amphibien bisher nur von Kaulquappen einiger Bufonidae bekannt (Eibl-Eibesfeldt 1949, Pfeiffer 1966a, b). Dies zeigt, daß bei den Amphibien kein Zusammenhang zwischen Schreckreaktion und Mauthner Reaktion besteht.

Der Vergleich des Vorkommens von Mauthner Axonen mit dem Vorkommen von Schreckstoffzellen bei Ostariophysi (Tabelle 3) ergibt, daß von den 30 bisher geprüften Familien 22 beides besitzen. Zwei, nämlich Apteronotidae und Loricariidae haben Mauthner Axone, doch fehlen ihnen Schreckstoffzellen und dementsprechend die Schreckreaktion. Umgekehrt wurden bei keiner einzigen Familie ohne Mauthner Axone Schreckstoffzellen gefunden. Den Aspredinidae fehlt beides. Den Gymnotidae fehlen Schreckstoffzellen, die Angaben über ihre Mauthner Axone sind widersprüchlich. Bei vier Familien (Lebiasinidae, Hemiodontidae, Ctenoluciidae und Crenuchidae) mit Mauthner Axonen ist der Besitz von Schreckstoffzellen unsicher. Wesentlich ist, daß alle Ostariophysi mit Schreckreaktion auf Schreckstoff auch Mauthner Axone besitzen.

TABELLE 3

Vergleich des Vorkommens von Mauthner Axonen und Schreckstoffzellen bei Ostariophysi. + vorhanden - fehlend ? fraglich. In Klammern die Anzahl der untersuchten Spezies. Daten zu Mauthner Axonen aus Tabelle 1 und 2. Daten zu den Schreckstoffzellen aus Pfeiffer (1977).

Ordnung Familie	Mauthner Axon	Schreckstoffzellen	Ordnung Familie	Mauthner Axon	Schreckstoffzellen
Gonorynchiformes	(3)	(6)	Gymnotiformes	(4)	(3)
Chanidae	+ (1)	+ (1)	Apteronotidae	+ (3)	- (2)
Kneriidae	+ (1)	+ (4)	Gymnotidae	- (1)	- (1)
Phractolaemidae	+ (1)	+ (1)	Siluriformes	(24)	(30)
Characiformes	(22)	(58)	Ariidae	+ (1)	+ (4)
Anostomidae	+ (2)	+ (4)	Aspredinidae	- (2)	- (1)
Characidae	+ (10)	+ (41)	Bagridae	+ (3)	+ (4)
Citharinidae	+ (1)	+ (3)	Callichthyidae	+ (3)	+ (4)
Crenuchidae	+ (1)	? (1)	Clariidae	+ (3)	+ (4)
Ctenolucciidae	+ (1)	? (1)	Ictaluridae	+ (3)	+ (1)
Gasteropelecidae	+ (4)	+ (3)	Loricariidae	+ (1)	- (3)
Hemiodontidae	+ (1)	? (1)	Malapteruridae	+ (1)	+ (1)
Lebiasinidae	+ (2)	? (4)	Mochokidae	+ (1)	+ (2)
Cypriniformes	(27)	(53)	Plotosidae	+ (1)	+ (2)
Catostomidae	+ (2)	+ (3)	Schilbeidae	+ (2)	+ (1)
Cobitidae	+ (4)	+ (3)	Siluridae	+ (3)	+ (3)
Cyprinidae	+ (18)	+ (45)	Ostariophysi	(80)	(150)
Gyrinocheilidae	+ (1)	+ (1)			
Homalopteridae	+ (2)	+ (1)			

Ancistrus dolichopterus (Loricariidae) antwortet auf einen mechanischen (akustischen) Reiz mit einer Mauthner Reaktion, im Gegensatz zu den beiden Aspredinidae *Dysichthys coracoideus* und *Bunocephalichthys verrucosus*, denen Mauthner Axone fehlen. Alle drei Spezies verhalten sich also erwartungsgemäß. *Ancistrus* zeigt bei seiner Mauthner Reaktion zuerst (nach 20 ms) eine starke Körperkrümmung, danach einen schwächeren Gegenschlag (Abb. 4). Seine Winkelgeschwindigkeit erreicht binnen 20 ms 5300 Grad pro s und sinkt nach weiteren 20 ms nahe Null (Abb. 5). Auch die Translationsgeschwindigkeit erreicht nach 20 ms mit 20 Körperlängen



ABB. 4

Bewegungsmuster von *Ancistrus dolichopterus* bei der Mauthner Reaktion. Einzelbilddarstellung in 20 ms - Schritten, von oben gefilmt. Die Einzelbilder wurden jeweils gleichweit nach rechts versetzt gezeichnet.

pro s ihr Maximum und sinkt während der weiteren 20 ms deutlich (Abb. 5). Bei der Wendebewegung steigen weder Winkel- noch Translationsgeschwindigkeit wesentlich. Ihre Maxima liegen mit etwa 700 Grad pro s bzw. 3 Körperlängen pro s weit unter denjenigen bei einer Mauthner Reaktion (Abb. 6a). Auch die Wendebewegungen von *Dysichthys* (Abb. 6b) und *Bunocephalichthys* (Abb. 6c) verlaufen nur mit geringer Winkel- und Translationsgeschwindigkeit. Tag- und Nachtversuche zeigen völlig übereinstimmende Ergebnisse.

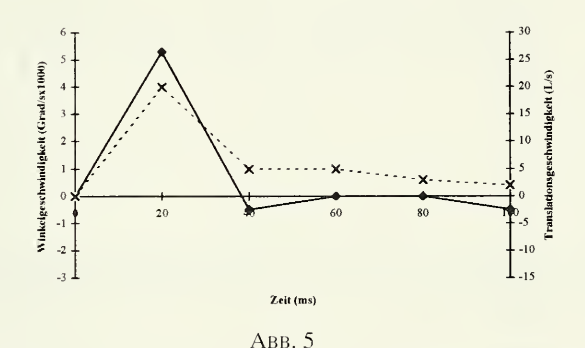


ABB. 5

Winkelgeschwindigkeit (—) und Translationsgeschwindigkeit (- - -) von *Ancistrus dolichopterus* bei einer am Tag durch einen akustischen Reiz ausgelösten Mauthner Reaktion.

Die Mittel-, Maximal- und Minimalwerte sowie die Standardabweichungen für alle Untersuchungsergebnisse an 3 Individuen von *Ancistrus* werden für die Winkelgeschwindigkeit (Abb. 7) und die Translationsgeschwindigkeit (Abb. 8) dargestellt. Die am Tag im Hellen erzielten Ergebnisse (Abb. 7a, 8a) werden mit den nachts im Dunkeln registrierten (Abb. 7b, 8b) verglichen. Die Ergebnisse bei der Mauthner Reaktion (Abb. 7, 8) werden denen bei Wendebewegungen (Abb. 9) gegenübergestellt. Der Unterschied zwischen beiden wird verdeutlicht durch "box & whisker plots" (Lorenz 1992) (Abb. 10). Bei der Mauthner Reaktion wurden maximale Winkelgeschwindigkeiten von 2300 bis 5300 Grad pro s gemessen, wogegen die Maxima bei der Wendebewegung nur 650 bis 850 Grad pro s betrugen (Abb. 10a). Der Mittelwert bei der Mauthner Reaktion ist mit 3400 etwa viermal höher als derjenige bei der Wendebewegung mit 750 Grad pro s. Bei der Translationsgeschwin-

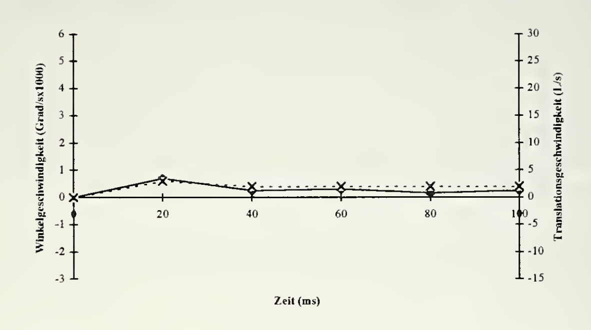


Abb. 6a.

Winkelgeschwindigkeit (Grad/sx1000)

Translationsgeschwindigkeit (L/s)

Zeit (ms)

Abb. 6b.

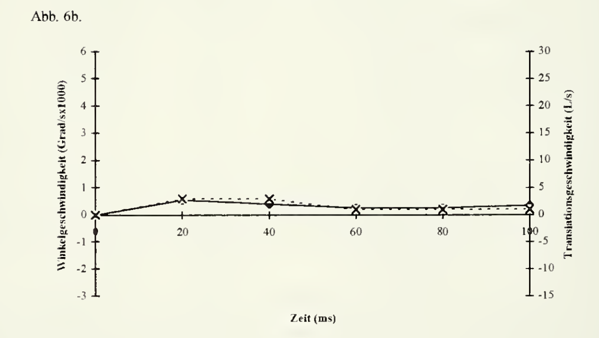


Abb. 6c.

ABB. 6

Vergleich der nächtlichen Wendebewegung von (a) *Ancistrus dolichopterus* (Loricariidae), (b) *Dysichthys coracoideus* (Aspredinidae) und (c) *Bunocephalichthys verrucosus* (Aspredinidae). Winkelgeschwindigkeit (—), Translationsgeschwindigkeit (- - -).

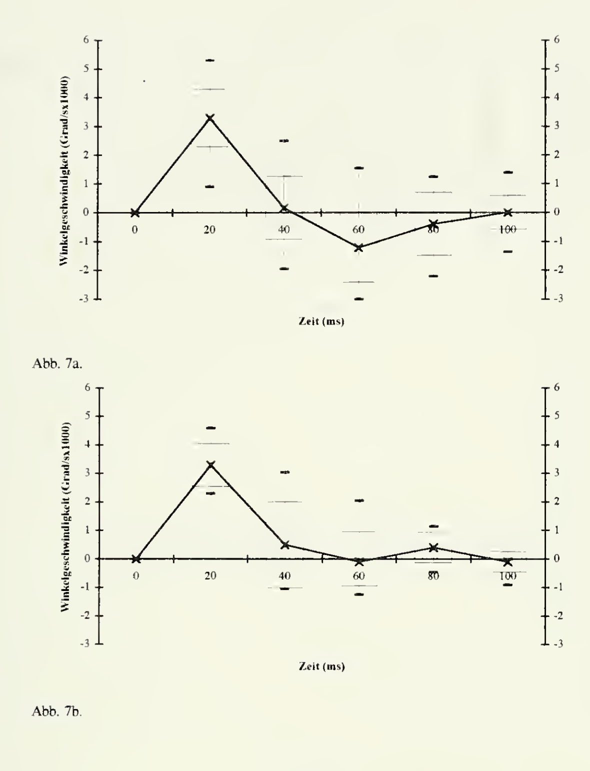


ABB. 7

Winkelgeschwindigkeit bei der Mauthner Reaktion von *Ancistrus dolichopterus* (3 Individuen) auf einen akustischen Reiz (a) am Tag im Hellen (19 Versuche) und (b) nachts im Dunkeln (10 Versuche).

digkeit (Abb. 10b) werden bei der Mauthner Reaktion Höchstwerte von 6 bis 20 Körperlängen pro s erreicht, wogegen die Wendebewegungen nur mit einer maximalen Geschwindigkeit von 2-4 Körperlängen pro s verlaufen. Der Mittelwert für die Mauthner Reaktion liegt mit 15 Körperlängen pro s fünfmal so hoch wie derjenige für die Wendebewegung mit nur 3 Körperlängen pro s. Die Kopfbewegung von *Ancistrus* nach einer akustischen Reizung verläuft während der ersten 20 ms stereotyp. Die Kopfspitze beschreibt in jedem Versuch während dieses Zeitraums etwa denselben Weg (Abb. 11), wogegen der weitere Verlauf der Bewegung kein festes Schema aufweist.

DISKUSSION

Die Mauthner Axone, ein wesentlicher und hochspezialisierter Teil des ZNS Niederer Vertebraten (LARSELL 1967), sind im Laufe der Phylogenie etwa ein dutzendmal verloren gegangen. Während bei adulten Elasmobranchii, Anguilliformes

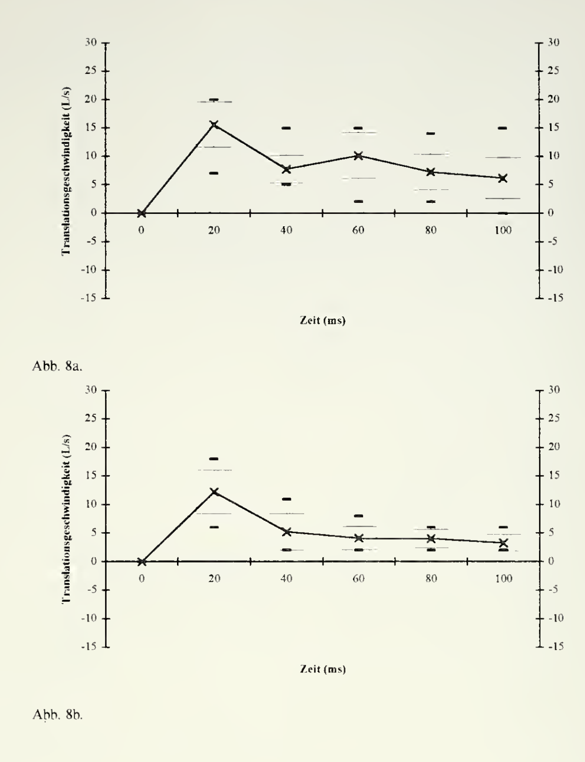


Abb. 8

Translationsgeschwindigkeit bei der Mauthner Reaktion von *Ancistrus dolichopterus* (3 Individuen) auf einen akustischen Reiz (a) am Tag im Hellen (19 Versuche) und (b) nachts im Dunkeln (10 Versuche).

und vielen marinen Bodenfischen das Fehlen der Mauthner Axone von mehreren Autoren festgestellt wurde, gibt es für einige Arten und systematische Einheiten nur wenige Untersuchungen, z.B. die Myxinidae. Weitere vergleichende histologische Studien sind hier erforderlich. Der Befund an den Anguilliformes ist eindeutig. Bei ihnen bilden Dorsalis, Analis und Caudalis einen Flossensaum. Ihr langgestreckter Körper und ihre schlängelnde Fortbewegung erlauben keine Mauthner Reaktion. Adulten Elasmobranchii fehlen Mauthner Axone, in Embryonen haben sie nur einen geringen Durchmesser und wenige Kollateralen (Bone 1977). Ihr nur vorübergehendes Auftreten weist darauf hin, daß der Mauthner Apparat der Elasmobranchii ein Rudiment darstellt. Der Verlust ist verständlich, da die großen, am Ende der Nahrungskette stehenden, Haie und Rochen keine Fluchtreaktion benötigen. Mauthner Axone fehlen vielen Bodenfischen. Manche Gattungen wie *Blennius*, *Gobius*, *Trachinus* und *Solea*, die mit kräftigen Schwanzbewegungen schwimmen, besitzen Mauthner Axone. Flunder und Heilbutt zeigen keine Mauthner Reaktion wenn sie auf dem Grund liegen, wohl aber wenn sie schwimmen. Ihre visuelle Tarnung und ihr

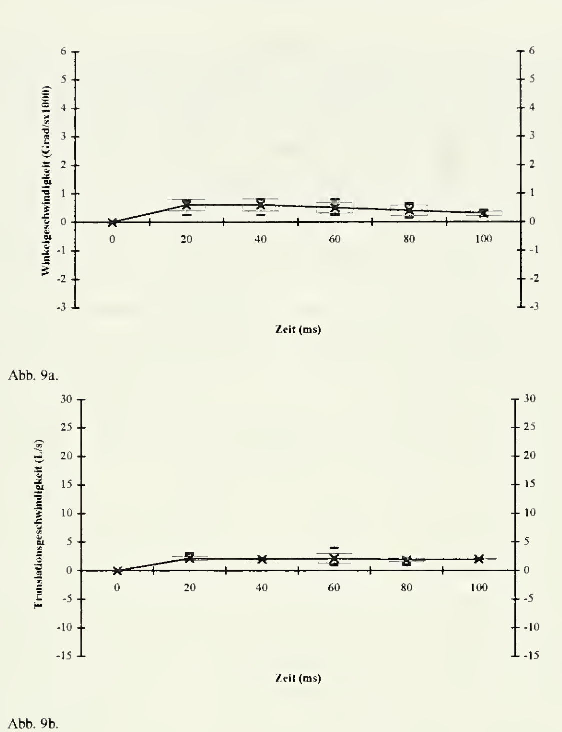


Abb. 9

Wendebewegung von *Ancistrus dolichopterus* nachts im Dunkeln (7 Aufnahmen an 3 Individuen). (a) Winkelgeschwindigkeit , (b) Translationsgeschwindigkeit.

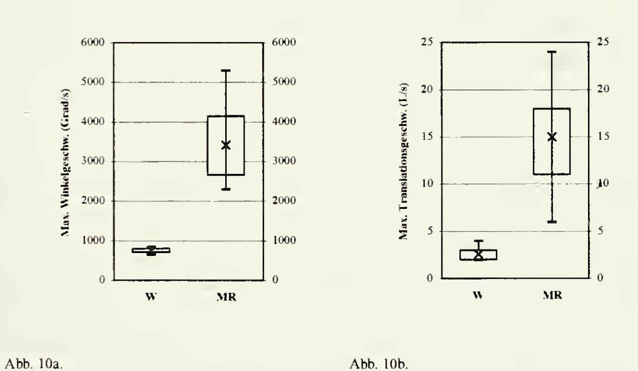


Abb. 10

Vergleich der Mauthner Reaktion (MR, 29 Versuche) mit der Wendebewegung (W, 7 Filmaufnahmen) von *Ancistrus dolichopterus* (3 Individuen) durch „box & whisker plots“ (Lorenz 1992). (a) maximale Winkelgeschwindigkeit, (b) maximale Translationsgeschwindigkeit.

ruhiges Verhalten schützen diese Fische davor am Boden von Räubern gesehen zu werden (DE ANGELIS 1950, EATON *et al.* 1977, ZOTTOLI 1978a). Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein von Mauthner Axonen und der Verwendung des Schwanzschlags als Fluchtantwort. Schwanzlosen Fischarten und solchen mit geringer Schwanzflossenmotorik fehlen Mauthner Axone. Die, von der üblichen Fischgestalt abweichende Form, sowie der Antrieb durch die wellenförmige Bewegung der Rückenflosse bei Syngnathidae passen zum Fehlen von Mauthner Axonen. Der Schwanz wird nicht für den Schwimmstart verwendet (BENEDETTI *et al.* 1991). Die fischförmigen Gasterosteidae besitzen Mauthner Axone und eine Seitenlinie im Gegensatz zu den Syngnathidae, denen sie wohl nicht nahestehen. Während TRUYJILLO-CENOZ & BERTOLOTTO (1989) den Fund von Mauthner Axonen bei *Gymnotus carapo* meldeten, fanden STEFANELLI (1951) und ZOTTOLI (1978b) in Übereinstimmung mit unseren eigenen Beobachtungen (Abb. 3c) keine Mauthner Axone. Auch die anatomischen Merkmale sprechen gegen ihr Vorhandensein: Dorsalis, Caudalis und Ventralis fehlen, die Analis bildet den einheitlichen als Antriebsorgan dienenden Flossensaum. Mit Ausnahme der Aale besitzen die mesopelagischen Fische Mauthner Axone, selbst Familien mit einem langen schlanken Körper wie Stomiatidae, Trichiuridae und Zoarcidae. Mesopelagische Fische sind räuberischen Angriffen besonders ausgesetzt. Bathypelagischen Tiefseeanglern (*Melanocetus*, *Cryptopsaras* und *Oneirodes*) fehlen Mauthner Axone ebenso wie dem Seeteufel *Lophius*. Durch ihre Tarnung am Boden sind sie vor Räubern geschützt; außerdem stehen sie z.T. selbst am Ende der Nahrungskette. Die Macrouridae und Notacanthidae besitzen Mauthner Axone trotz ihres langen, spitzen Schwanzes. Die Mauthner Reaktion von *Nematonurus armatus* (Macrouridae) führt zu einem Aufwärtssprung vom Boden (WOLFF 1971). Macrouridae, Halosauridae und Notacanthidae verlieren oft ihr Schwanzende an Räuber. Durch die Mauthner Reaktion können sie ihren Schwanz schützen. Der benthische Tiefseefisch *Bathypterois* steht auf den verlängerten Strahlen seiner Brustflossen und Schwanzflosse wie auf einem Dreibein. Dieser gut getarnte Grundfisch kann sich mit Hilfe seiner kräftigen Schwanzflosse vor Räubern wie *Bathysaurus*, Tiefseehaien oder Synaphobranchidae mit seiner Mauthner Reaktion retten.

Während die Urodelen Mauthner Axone besitzen, sind diese bei den Gymnophionen und Anuren nur im Larvalzustand (Kaulquappen) vorhanden. Allen Bufonidae fehlen Mauthner Axone sogar als Kaulquappen, die nur einen kleinen Schwanz mit kleiner Flosse und ein kaum entwickeltes Seitenlinienorgan besitzen. Die Adulten sind terrestrisch. Die Mehrzahl der Anuren (*Rana*, *Hyla*, *Discoglossus* u.a.) hat großschwänzige Kaulquappen mit einem gut entwickelten Seitenlinienorgan und Mauthner Axonen. Wenige Anuren mit aquatischer Lebensweise (*Xenopus*) besitzen Kaulquappen mit mächtigem Schwanz und hochentwickeltem Seitenlinienorgan, das bei ihrer Metamorphose nicht reduziert wird. Bei ihren Kaulquappen ist der Mauthner Apparat stärker ausgeprägt als bei den vorher genannten (STEFANELLI 1949). Möglicherweise steht die Rückbildung der Mauthner Axone in Zusammenhang mit dem Verschwinden des Seitenlinienorgans, das über Dendriten mit den Mauthner Zellen verbunden ist. Der Mauthner Apparat existiert, wenn sowohl das sensorische System

des Seitenlinienorgans als auch das motorische System des Schwanzes vorhanden ist. Die Kaulquappen der Bufonidae haben als einzige Amphibien die Mauthner Axone und damit die Mauthner Reaktion im Laufe der Phylogenie verloren; sie haben als einzige Amphibien als wichtigen Schutz gegen den Verlust durch räuberische Überfälle eine Schreckreaktion auf den Schreckstoff aus der Haut von Artgenossen entwickelt (EIBL-EIBESFELDT 1949, PFEIFFER 1966a, b).

Innerhalb der Fische ist eine ähnliche Schreckreaktion auf einen Schreckstoff aus der Haut von Artgenossen bekannt (VON FRISCH 1938, 1941a, b). Die Schreckreaktion ist Besitz der meisten Ostariophysi *sensu lato* (d.h. Anotophysi oder Gonorynchiformes plus Otophysi, nämlich Siluriformes, Characiformes und Cypriniformes). Der Schreckstoff entstammt besonderen epidermalen Schreckstoffzellen (PFEIFFER 1960, 1963, 1967). Die histologischen Ergebnisse über das Vorkommen von Mauthner Axonen bei Ostariophysi (Tabelle 1, 2) werden erstmals mit denjenigen über das Vorhandensein von Schreckstoffzellen (Pfeiffer 1977) verglichen (Tabelle 3). Nur die Aspredinidae und Gymnotidae haben beides rückgebildet, sowohl die Mauthner Axone als auch die Schreckstoffzellen. Die Rückbildung muß aufgrund der Verbreitung angenommen werden. Beide Familien sind nachtaktive Einzelgänger. Während den Gymnotidae die Schwanzflosse fehlt, besitzen die Aspredinidae einen dünnen, langen Schwanzstiel mit reduzierter Muskulatur. Auch die Loricariidae und Apteronotidae haben Schreckstoffzellen und Schreckreaktion rückgebildet, unter Beibehaltung ihrer Mauthner Axone. Auch sie sind nachtaktive Einzelgänger; dies macht den Verlust ihrer Schreckreaktion verständlich. Die Apteronotidae besitzen eine Schwanzflosse, die Loricariidae eine Schwanzmotorik, die ihnen bemerkenswerte Mauthner Reaktionen erlaubt. Wie Verhaltensexperimente zeigten, besitzt *Ancistrus dolichopterus* (Loricariidae) eine Mauthner Reaktion, im Gegensatz zu *Dysichthys coracoideus* (Aspredinidae) und *Bunocephalichthys verrucosus* (Aspredinidae). Die Ergebnisse passen zu den histologischen Befunden. Die graphische Auswertung der Mauthner Reaktion von *Ancistrus dolichopterus* zeigt eine plötzliche Erhöhung der Winkel- und Translationsgeschwindigkeit. Der Versuchsfisch wurde akustisch gereizt wenn er ruhig am Boden lag. Während der schnellen Körperkrümmung erreichte er die größte Winkel- und Translationsgeschwindigkeit (bis zu 5300 Grad/s und 20 Längen/s). Die erste Phase der Mauthner Reaktion ist beendet, wenn sich die Winkelgeschwindigkeit Null Grad nähert. Zu diesem Zeitpunkt beginnt der Gegenschlag. Er ist durch die relativ hoch bleibende Translationgeschwindigkeit gekennzeichnet. Durch die schnelle Körperkrümmung bringt der Fisch seinen verletzbaren Kopf aus der Gefahrenzone und leitet den kräftigen Schwanzschlag ein. Zwischen den am Tag im Hellen erzielten Mauthner Reaktionen und den nachts im Dunkeln registrierten besteht kein Unterschied. EATON *et al.* (1977a) haben eine Latenzzeit der Reaktion von 5-10 ms festgestellt. Sie arbeiteten mit einer besser auflösenden Videoanlage (1 Bild in 5 ms). Aufgrund der geringen zeitlichen Auflösung (1 Bild in 20 ms) konnte unsere Videoanlage nicht immer die Extremwerte erfassen. Bei der Auswertung von mehreren Bewegungen zeigt sich, daß die Reaktion innerhalb der ersten 20 ms mit einer stereotypen Bewegung von Kopf und Schwanz nach einer Seite abläuft. Der Gegenschlag des Schwanzes ist nicht stereotyp, d.h. der

Winkel der neuen Schwimmrichtung nicht voraussagbar. Daß es sich bei den dargestellten Auswertungen um Mauthner Reaktionen handelt, zeigt der Vergleich mit einer Wendebewegung von *Ancistrus dolichopterus*. Hier treten nur geringe Winkel- und Translationsgeschwindigkeiten auf. Die beiden Aspredinidae *Dysichthys coracoideus* und *Bunocephalichthys verrucosus* antworten auf akustische Reizung nicht mit einer Mauthner Reaktion, entsprechend den histologischen Ergebnissen. Es konnte nur ihre Wendebewegung registriert werden, die sich nicht von derjenigen des *Ancistrus* unterscheidet. Zwischen einer ausgeprägten Schwanzmotorik und dem Besitz von Mauthner Neuronen besteht ein Zusammenhang. Die Aspredinidae schwimmen mit „Düsenantrieb" indem sie Wasser unter Druck aus den Kiemenspalten ausstoßen. Ihre Schwanzstielmuskulatur ist reduziert. Nur bei einer gut entwickelten Schwanzmuskulatur kann die Mauthner Reaktion von Fischen genutzt werden. Wenn die körperlichen Voraussetzungen nicht gegeben sind, geht der Mauthner Apparat verloren, wie im Laufe der Phylogenie bei den Ostariophysi zweimal, innerhalb der Teleostei öfter als ein dutzendmal geschehen.

LITERATUR

ALFEI, L., L. MEDOLAGO-ALBANI, G.M.A. ZEZZE & A. STEFANELLI. 1991. The cytoskeletal composition of fish Mauthner axon during postlarval growth. *Acta embryologiae et morphologiae experimentalis* 12:67-68.

ALFEI, L., L. MEDOLAGO-ALBANI, G.M.A. ZEZZE & A. STEFANELLI. 1992. Morphogenetic analysis of Mauthner axon cytoskeletal components in adult and subadult fish. *Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology* 24:115-122.

AUERBACH, A.A. & M.V.L. BENETT. 1969. Chemically mediated transmission at a giant fiber synapse in the central nervous system of a vertebrate. *Journal of General Physiology* 53:183-210.

BAFFONI, G.M. & L. SERRA. 1952. La citomorfosi del neurone mauthneriano di un teleosteo durante lo sviluppo. *Rivista di biologia* 44:469-491.

BAUMANN, J.R. & G.M. YASARGIL. 1981. Effect of acute increase in body temperature on the excitatory and inhibitory synaptic transmission in fish spinal cord. *Advances in Physiological Sciences* 32:73-75.

BARTELMEZ, C. 1915. Mauthner´s cell and the nucleus motorius tegmenti. *Journal of Comparative Neurology* 25:87-128.

BECCARI, N. 1907. Richerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro conessioni in pesci ed anfibii. *Archivio italiano di anatomia e di embriologia* 6:660-708.

BELSARE, D.K. 1975. Comparative histomorphology of the Mauthner cell in some freshwater teleosts. *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung* 89:804-814.

BENEDETTI, I., D. SASSI & A. STEFANELLI. 1991. Mauthner neurons in syngnathid bony fishes. *Acta embryologiae et morphologiae experimentalis* 12:75-76.

BILLINGS, S.M. 1972. Development of the Mauthner cell in *Xenopus laevis*: a light and electron microscopic study of the pericaryon. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 136:168-191.

BILLINGS, S.M. & F.J. SWARTZ. 1969. DNA content of Mauthner cell nuclei in *Xenopus laevis*: a spectrophotometric study. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 129:14-23.

BODIAN, D. 1937. The structure of the vertebrate synapse. A study of the axon endings on Mauthner´s cell and neighboring centers in the goldfish. *Journal of Comparative Neurology* 68:117-159.

BONE, Q. 1977. Mauthner neurons in elasmobranchs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 57:253-259.

BONE, Q. & N.B. MARSHALL. 1983. The Mauthner system of deep sea teleosts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 63:881-896.

BURCKHARDT, K.R. 1889. Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik* 34:131-156.

CELIO, R.M. 1976. Die Schmidt-Lantermann´schen Einkerbungen der Myelinscheide des Mauthner-Axons: Orte longitudinalen Wachstums? *Brain Research* 108:221-235.

CURRIE, S.N. & R.C. CARLSEN. 1987a. Functional significance and neural basis of larval lamprey startle behavior. *Journal of Experimental Biology* 133:121-135.

CURRIE, S.N. & R.C. CARLSEN. 1987b. Modulated vibration-sensitivity of lamprey Mauthner neurons. *Journal of Experimental Biology* 129:41-51.

DAY, J.W., W.D. HUSE & M.V.L. BENETT. 1985. Time course of miniature postsynaptic potentials at the Mauthner fiber giant synapse of the hatchetfish. *Brain Research* 325:115-128.

DE ANGELIS, C. 1950. Le cellule di Mauthner in alcuni Teleostei di fondo. *Bolletino di pesca, piscicoltura e idrobiologia* 26:256-263.

DETWILER, S.R. 1927. Experimental studies on Mauthner´s cells in *Amblystoma. Journal of Experimental Zoology* 48:15-30.

DIAMOND, J. 1971. The Mauthner cell. *In*: Fish physiology Vol. 5 (W.S. Hoar & D.J. Randall, eds). *Academic press, New York* 265-346.

EATON, R.C. & R.A. BOMBARDIERI. 1978. Behavioral functions of the Mauthner neuron. *In*: Neurobiology of the Mauthner cell (D.S. Faber & H. Korn, eds.). *Raven Press, New York* 221-244.

EATON, R.C., R.A. BOMBARDIERI & D.L. MEYER. 1977a. The Mauthner-initiated startle response in teleost fish. *Journal of Experimental Biology* 66:65-81.

EATON, R.C. & R.D. FARLEY. 1973. Development of the Mauthner neurons in embryos and larvae of the zebrafish, *Brachydanio rerio. Copeia* 4:673-682.

EATON, R.C. & R.D. FARLEY. 1974. Mauthner neuron field potential in newly larvae of the zebrafish. *Journal of Neurophysiology* 38:502-512.

EATON, R.C., R.D. FARLEY, C.B. KIMMEL & E. SCHABTACH. 1977b. Functional development in the Mauthner cell system of embryos and larvae of the zebrafish. *Journal of Neurobiology* 2:151-172.

EATON, R.C. & C.B. KIMMEL. 1980. Directional sensitivity of the Mauthner cell system to vibrational stimulation in zebrafish larvae. *Journal of Comparative Physiology* 140: 337-342.

EATON, R.C. & J. NISSANOV. 1985. A review of Mauthner-initiated escape behavior and its possible role in hatching in the immature zebrafish, *Brachydanio rerio. Environmental Biology of Fishes* 12:265-279.

EATON, R.C., J. NISSANOV & C.M. WIELAND. 1984. Differential activation of Mauthner and non-Mauthner startle circuits in the zebrafish: implications for functional substitution. *Journal of Comparative Physiology* 155:813-820.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1949. Über das Vorkommen von Schreckstoffen bei Erdkröten-Kaulquappen. *Experientia* 5:236.

EDSTRÖM, A. 1964. The ribonucleic acid in the Mauthner neuron of the goldfish. *Journal of Neurochemistry* 11:309-314.

FABER, S.D. & H. KORN. 1975. Inputs from the posterior lateral line nerves upon the goldfish Mauthner cell. Evidence that the inhibitory components are mediated by interneurons of the recurrent collateral network. *Brain Research* 96:49-356.

FABER, D.S. & H. KORN. 1978. Electrophysiology of the Mauthner cell: Basic properties, synaptic mechanisms and associated networks. *In*: Neurobiology of the Mauthner cell (D.S. Faber. & H. Korn, eds.). *Raven Press, New York* 47-131.

FRISCH, K. VON. 1938. Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. *Naturwissenschaften* 26:601-606.

FRISCH, K. VON. 1941a. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Zeitschrift für vergleichende Physiology* 29:46-145.

FRISCH, K. VON. 1941b. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29:321-333.

FUKAMI, Y., T. FURUKAWA & Y. ASADA. 1965. Excitability changes of the Mauthner cell during collateral inhibition. *Journal of General Physiology* 48:581-600.

FURSHPAN, E.J. & T. FURUKAWA. 1962. Intracellular and extracellular responses of the several regions of the Mauthner cell of the goldfish. *Journal of Neurophysiology* 25:732-771.

FURUKAWA, T. 1966. Synaptic interaction of the Mauthner cell of goldfish. *Progress in Brain Research* 21(a):44-70.

FURUKAWA, T., Y. FUKAMI & Y. ASADA. 1963. A third type of inhibition in the Mauthner cell of goldfish. *Journal of Neurophysiology* 26:759-774.

FURUKAWA, T. & E.J. FURSHPAN. 1963. Two inhibitory mechanisms in the Mauthner neurons of goldfish. *Journal of Neurophysiology* 26:140-176.

HERRICK, C.J. 1914. The medulla oblongata of larval *Amblystoma*. *Journal of Comparative Neurology* 24:43-427.

HIBBARD, E. 1965. Orientation and directed growth of Mauthner cell axons from duplicated vestibular nerve roots. *Experimental Neurology* 13:289-301.

HOLTFRETER, J. 1931. Potenzprüfungen am Amphibienkeim mit Hilfe der Isolationsmethode. *Zoologischer Anzeiger, Supplement* 5:158-166.

HUSE, W.D., J.W. DAY & M.V.L. BENETT. 1985. Postsynaptic current at the Mauthner fiber giant synapse of the hatchetfish. *Brain Research* 325:129-141.

JAKOUBEK, B., B. SEMIGINOVSKY, A. BASS & D. SCOTT. 1970. The transport of proteins in Mauthner-axon in fish as studied by autoradiography and interference microscopy. *Journal of Neurobiology* 3:263-274.

KIMMEL, C. B. 1972. Mauthner-axons in living fish larvae. *Developmental Biology* 27:272-275.

KIMMEL, C.B., R.C. EATON & S.L. POWELL. 1980. Decreased fast start performance of zebrafish larvae lacking Mauthner neurons. *Journal of Comparative Physiology* 140:343-350.

KIMMEL, C.B., J. PATTERSON & R.Q. KIMMEL. 1974. The development and behavioral characteristics of the startle response in the zebrafish. *Developmental Psychobiology* 7:47-60.

KIMMEL, C.B., S.L. POWELL & R.J. KIMMEL. 1982. Specific reduction of development of the Mauthner neuron lateral dentrit after otic capsule ablation in *Brachydanio rerio*. *Developmental Biology* 91:468-473.

KIMMEL, C.B., S.K. SESSION & R.J. KIMMEL. 1981. Morphogenesis and synaptogenesis of the zebrafish Mauthner neuron. *Journal of Comparative Neurology* 198:101-120.

KINGSBURY, B.F. 1895. On the brain of *Necturus maculatus*. *Journal of Comparative Neurology* 5:139-205.

KIRSCHE, W. 1967. Zur funktionellen Morphologie und Architektonik besonderer synaptischer Endapparate im Gehirn von Knochenfischen. *Journal für Hirnforschung* 9:3-61.

KOHNO, K. 1970. Symmetrical axo-axonic synapses in the axon cap of the goldfish Mauthner cell. *Brain Research* 23:255-258.

LARSELL, O. 1934. The differentiation of peripheral and central acoustic apparatus in the frog. *Journal of Comparative Neurology* 60:473-527.

LARSELL, O. 1967. Elasmobranchii. *In*: The comparative anatomy and histology of the cerebellum from Myxinoids through birds (J. Jansen, ed). *University of Minnesota, Minnesota Press* 37-61.

LEGHISSA, S. 1941. Sviluppo dell´apparato del´Mauthner in larve di *Amblystoma mexicanum* (Axolotl). *Archivio zoologico italiano* 29:213-251.

LEGHISSA, S. 1942. Sul determinismo del differenziamento delle cellule nervose e muscolari negli embrioni di Teleostei (*Salmo fario* ed *irideus*) e dei Ciclostomi (*Petromyzon planeri*). *Archivio italiano di anatomia e di embryologia* 47:564-611.

LEGHISSA, S. 1978. La fine struttura della fibra del Mauthner in *Poecilia reticulata. Atti dell'Academia delle scienze dell'Istituto di Bologna, Rendiconti* 4:25-32.

LORENZ, R. J. 1992. Grundbegriffe der Biometrie. 3. Aufl. *Gustav Fischer, Stuttgart* 241 pp.

MAUTHNER, L. 1859. Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks der Fische. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft*, Wien 34:31-36.

MAYSER, P. 1881. Vergleichende anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cypriniden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 36:259-364.

OTSUKA, N. 1962. Histologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Mauthnerschen Zellen von Fischen. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie* 58: 33-50.

Otsuka, N. 1964a. Weitere vergleichend-anatomische Untersuchungen an Mauthnerschen Zellen von Fischen. *Zeitschrift für Zellforschung uud mikroskopische Anatomie* 62:61-71.

OTSUKA, N. 1964b. Vergleichende Untersuchungen an den Mauthnerschen Zellen der Fische. *Anatomischer Anzeiger , Supplement* 113:352-357.

PFEIFFER, W. 1960. Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 43:578-614.

PFEIFFER, W. 1963. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 47:111-147.

PFEIFFER, W. 1966a. Die Verbreitung der Schreckreaktion bei Kaulquappen und die Herkunft des Schreckstoffes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 52:79-98.

PFEIFFER, W. 1966b. Die Schreckreaktion der Fische und Kaulquappen. *Naturwissenschaften* 22:565-570.

PFEIFFER, W. 1967. Schreckreaktion und Schreckstoffzellen bei Ostariophysi und Gonorhynchiformes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 56:380-396.

PFEIFFER, W. 1977. The distribution of fright reaction and alarm substances cells in fishes. *Copeia* 4:653-665.

PFEIFFER, W., M. DENOIX, R. WEHR, D. GNASS, I. ZACHERT & M. BREISCH. 1986. Videotechnische Verhaltensanalyse der Schreckreaktion von Ostariophysen (Pisces) und die Bedeutung des Mauthner-Reflexes. *Zoologische Jahrbücher; Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 90:115-165.

PFISTER, P. & H. DANNER. 1973. Über die PAS-Substanz an den Mauthnerschen Neuronen von *Salmo irideus* (Gibbons 1855). *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung* 87:669-677.

PFISTER, C., J. RITTER, H. WENK, A. SCHWARTZ & U. MEYER. 1973. Enzymhistochemische Untersuchungen an den Mauthnerschen Zellem von *Salmo irideus* (Gibbons 1855) in der Biomorphose.). *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung* 87:128-144.

PIATT, J. 1969. The influence of the 7th and the 8th cranial nerve roots upon the differentiation of Mauthner's cell in *Amblystoma. Developmental Biology* 19:608-616.

PRUGH, J.I. P., C.B. KIMMEL & M.K. METCALF. 1982. Noninvasive recording of the Mauthner neuron action potential in zebrafish. *Journal of Experimental Biology* 101:83-92.

RETZLAFF, E. 1957. A mechanism for excitation and inhibition of the Mauthner cells in teleosts. A histological and neurophysiological study. *Journal of Comparative Neurology* 107:209-225.

RETZLAFF, E. & J. FONTAINE. 1960. A differential staining reaction demonstrateing reciprocal activity in Mauthner's cells. *Experientia* 16:359-361.

ROBERTSON, J.D., T.S. BODENHEIMER & D.E. STAGE. 1963. The ultrastructure of Mauthner cell synapses and nodes in goldfish brains. *Journal of Cell Biology* 19:159-199.

ROMEIS, B. 1968. Mikroskopische Technik. 16. Aufl. *R. Oldenbourg-Verlag, München* XI + 757 pp.

ROVAINEN, C.M. 1974. Regeneration of Müller and Mauthner axons after spinal transsection in larval lampreys. *Journal of Comparative Neurology* 168:545-554.

SCHWARTZ, A. 1971. Mehrfachbildung von Mauthnerschen Zellen bei *Salmo (trutta) irideus* (Gibbons 1855). *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung* 84:333-339.

SCHWARTZ, A. 1974. Metrische Untersuchungen zur Biomorphose der Mauthnerschen Zellen von *Salmo irideus* W. Gibb. *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung* 88:257-272.

SCHWARTZ, A. 1975. Beitrag zur vergleichenden funktionsbezogenen Morphologie der Mauthnerschen Zellen von *Salmo gairdneri* RICH. und *Cyprinus carpio* L. (Teleostei) unter Berücksichtigung der synaptischen Strukturen. *Dissertation Universität Berlin.*

STEFANELLI, A. 1932. Costanza di numero e di forma di alcuni peculiari elementi del sistema tegmentale dei Petromyzonti. *Bolletino della Società italiana di biologia sperimentale* 7:f. 2.

STEFANELLI, A. 1933. Numero, grandezza e forma di alcuni elementi nervosi dei Petromyzonti. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie* 18:146-165.

STEFANELLI, A. 1949. Richerche morfo-e fisio-ecologicho sull´apparato di Mauthner degli Anfibi. *Rivista di biologia* 41:249-470.

STEFANELLI, A. 1951. The Mauthnerian apparatus in the ichthyopsida, its nature and function and correlated problems of neurohistogenesis. *Quarterly Review of Biology* 26:17-34.

STEFANELLI, A. & A. OSTI. 1942. L´apparato di Mauthner degli Anfibi anuri. *Bolletino di zoologia* 13:135-144.

SZEPSENWOL, J. 1935. L´existence de la cellule de Mauthner chez *Geotriton fuscus. Compte rendu de la Societé de biologie. Paris* 119:1350-1352.

SZEPSENWOL, J. 1936. Existence de deux cellules volumineuses situées en avant des neurons géants de Mauthner dans le rhombencéphale des larves d'*Amblystoma punctatum. Compte rendu de la Societé de biologie. Paris* 120:366-367.

TRILLER, A. & H. KORN. 1980. Glio-axonic junctional like complexes at the Mauthner cell´s axon cap of teleosts: a possible morphological basis for field effect inhibitions. *Neuroscience Letters* 18:275-281.

TRILLER, A. & H. KORN. 1982. Transmission at a central inhibitory synapse 3. Ultrastructure of physiologically identified and stained terminals. *Journal of Neurophysiology* 48:708-736.

TUERCKHEIM, W. 1903. Über das Rückenmark des *Cryptobranchus japonicus. Dissertation Universität Leipzig.*

TRUJILLO-CENOZ O. & C. BERTOLOTTO. 1989. Mauthner cells in the medulla of the weakly electric fish *Gymnotus carapo. Experientia* 46:441-443.

UCHIHASHI, K., H. SHIMAMURA & A. HONDA. 1960. A study on the Mauthner cell in teleosts in relation to the swimming behavior. *Annual report of the japan sea regional fisheries research laboratory* 6:203-216.

WHITING, H.P. 1957. Mauthner neurons in young larval lampreys (*Lampetra spp.*). *Quarterly Journal of Microscopical Science* 98:163-178.

WILSON, D.M. 1959. Function of giant Mauthner´s neurons in the lungfish. *Science* 129:841-842.

WOLFF, T. 1971. Archimede dive 7 to 4160 metres at Madeira: observations and collecting results. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorik Forening i KjØbenhavn* 134:127-147.

YASARGIL, G.M., K. AKERT & C. SANDRI. 1986. Further morphological (freeze-fracture) evidence for an impulse generation function of Mauthner axon collaterales in the tench (*Tinca tinca* L.) spinal cord. *Neuroscience Letters* 71:43-47.

YASARGIL, G.M. & J. DIAMOND. 1968. Startle response in teleost fish: an elementary circuit for neural discrimination. *Nature* 220:241-243.

YASARGIL, G.M., G.G. NIKOLAUS, H.R. LUESCHER, K. AKERT & C. SANDRI. 1982. The structural correlate of saltatory conduction along the Mauthner axon in the tench (*Tinca tinca* L.): identification of modal equivalents at the axon collaterals. *Journal of Comparative Neurology* 212:417-424.

YASARGIL, G.M. & C. SANDRI. 1987. Morphology of the Mauthner axon inhibitory system in tench (*Tinca tinca* L.) spinal cord. *Neuroscience Letters* 80:63-68.

ZACCHEI, M. 1949. 3 centri tegmentali dei Bufonidi. *Accademia Nazionale dei Lincei (Roma)* 7:150-153.

ZOTTOLI, S.J. 1977. Correlation of the startle reflex and Mauthner cell auditory responses in unrestrained goldfish. *Journal of Experimental Biology* 66:243-254.

ZOTTOLI, S.J. 1978a. Comparison of Mauthner cell size in teleosts. *Journal of Comparative Neurology* 178:741-758.

ZOTTOLI, S.J. 1978b. Comparative morphology of the Mauthner cell in fish and amphibians. *In*: Faber, D. S. & H. Korn (eds.): Neurobiology of the Mauthner cell. *Raven Press, New York* 13-46.

ZOTTOLI, S.J. (1981): Electrophysiological and morphological characterisation of the winter flounder Mauthner cell. *Journal of Comparative Physiology* 143:541-553.